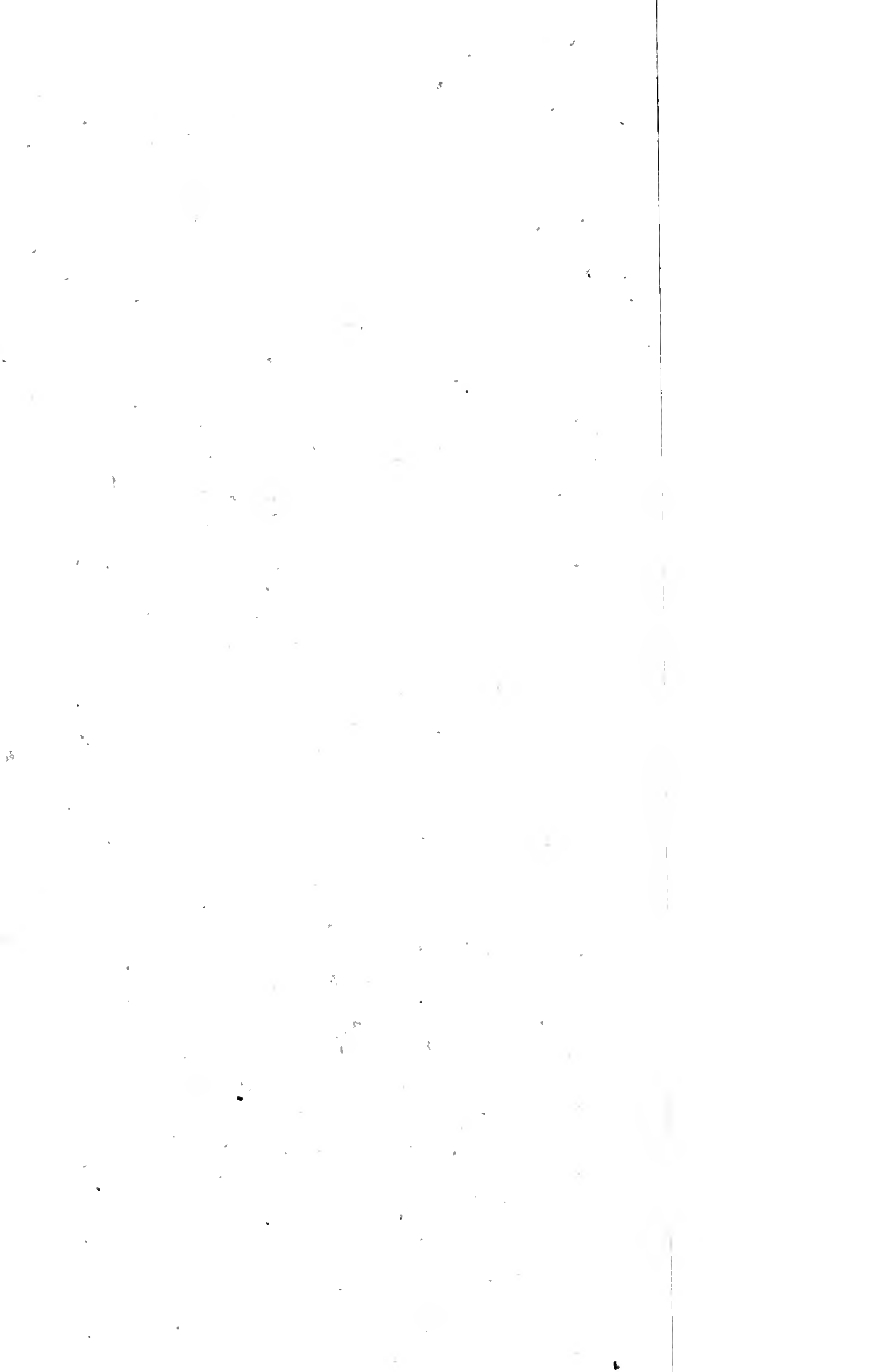



MBL/WHOI

LES

VARIATIONS ET LEUR HÉRÉDITÉ

CHEZ LES

MOLLUSQUES

PAR

PAUL PELSENEER





BRUXELLES

M. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, Rue de Louvain, 112

1920

LES

VARIATIONS ET LEUR HÉRÉDITÉ

CHEZ LES

MOLLUSQUES

PAR

PAUL PELSENEER





BRUXELLES

HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

112, Rue de Louvain, 112

1920

Extrait des *Mémoires*
publiés par l'Académie royale de Belgique (Classe des sciences).
Collection in-8°. Deuxième série, t. V.



A LA MÉMOIRE

DE

MES COMPATRIOTES VICTIMES DE L'AGRESSION ALLEMANDE

(1914-1918)

Ce travail a été poursuivi et achevé pendant les événements de 1914-1918. N'ayant pu, à cause de mon âge, combattre par les armes, les agresseurs de mon pays, et, révoqué de mes fonctions dans l'enseignement par le gouverneur général allemand, j'ai dû chercher dans la continuation de mes études scientifiques, un soulagement aux souffrances morales et à l'amertume d'assister impuissant, à la dévastation d'un petit pays inoffensif !

Mais bloqué à Gand par l' « occupation », j'ai été empêché de reprendre mes recherches habituelles à la mer; et dans le pays occupé, les difficultés du travail scientifique se sont trouvées nombreuses par le fait de l'ennemi : locaux, laboratoires, bibliothèques occupés, détruits ou dépouillés, et obstacles de toute nature portés à la libre circulation.

Il a fallu me limiter ainsi à des investigations entreprises sur des notes et ébauches inédites, et sur des matériaux appartenant

à mes propres collections ou recueillis dans le voisinage immédiat de ma demeure.

Ce travail s'est continué pendant plus de quatre ans, troublé presque chaque jour par le bruit du canon, presque chaque jour aussi, attristé par la nouvelle de la mort d'amis ou de parents : non seulement militaires tués sur le champ de bataille, mais civils massacrés ou fusillés chez eux, ou décédés dans les camps ou les bagnes chez l'ennemi. Aussi, ces souvenirs funèbres que rien n'effacera jamais, sont-ils pour moi inséparables des présentes études : il n'est guère de page de ce mémoire qui n'évoque le nom de quelque disparu !

De sorte que, si la dédicace qui y est inscrite peut paraître inusitée en tête d'un ouvrage qui ne devrait être empreint que de sérénité scientifique, tous les Belges et tous les amis de la Belgique comprendront cependant le sentiment qui me l'a dictée et ma volonté de rendre hommage — par le seul moyen en mon pouvoir — à ceux qui sont tombés pour défendre contre mes ennemis, tout ce que j'ai de plus cher : mon pays, mes idées et mes espérances.

INTRODUCTION

I. — Quand on considère une diagnose spécifique précise, on constate qu'elle ne s'applique exactement qu'à un petit nombre des individus que l'on examine, alors même que ceux-ci sont contemporains et de la même localité ; et la chose peut être plus nette encore, s'il s'agit de spécimens provenant de générations différentes ou de régions distinctes.

On s'aperçoit alors que tous les caractères sont susceptibles de varier plus ou moins, et qu'il se rencontre de nombreux écarts de tous les degrés, à partir de la forme tenue pour normale. C'est au point qu'il est impossible de représenter *par une seule figure,* une espèce de Pulmoné ou de certains genres de Streptoneures, par exemple (1).

(1) « To illustrate any species of *Physa* by a single figure is, in the present state of our knowledge of the susceptibility of the molluscs of this family to the environmental influences, quite an absurd thing to do » : Stearns, *The fossil Fresh-water Shells of the Colorado Desert, their Distribution, Environment and Variation.* (Proc. National Museum. Washington, t. XXIV, 1902, p. 295.) — « Either each separate individual is to be regarded as a species, or the variability is very great. Persistant study of the specimens has convinced me, that the latter is the true solution, and that the most evident characters such as the umbilicus (in some adult specimens) may be present or absent, that the number of spiral threads, their strength and sharpness on the basal disk are entirely inconstant » : Dall, *Report on the Mollusca.* (Bull. Mus. Compar. Zool. Cambridge, t. XVIII, 1889, p. 269, à propos du genre *Seguenzia.*)

Lorsqu'une forme animale possède ainsi des aspects multiples, il arrive que l'isolement de certains de ces états plus ou moins extrêmes accentue leurs divergences, par suite de l'absence des états intermédiaires, et cette absence dans les collections détermine une discontinuité apparente entre deux formes extrêmes isolées.

Par suite de cela, est née, chez divers spécialistes, surtout chez ceux dont la doctrine évolutionniste est demeurée peu ou mal comprise, la tendance à multiplier outre mesure le nombre des formes dites « spécifiques ». On a vu ainsi *des états d'une même espèce*, rangés jusque dans des sous-genres, ou même des genres différents : respectivement diverses variétés de *Helix gualtierianus*, les unes dans le sous-genre *Otala*, les autres dans le sous-genre *Iberus;* diverses variétés de *Tanganyicia rufofilosa* (décrites comme 34 espèces), les unes dans le genre *Hauttecoeuria* et les autres dans le genre *Cambieria;* diverses formes (décrites comme 24 espèces différentes) de *Tanalia* (ou *Paludomus*) *aculeata*, les unes dans le genre *Paludomus*, les autres dans le genre *Philopotamis* (1), etc.

L'étude des variations actuelles et passées peut donc tout d'abord favoriser une réaction salutaire contre un encombrement nuisible de la nomenclature; mais, en plus de cela, elle est surtout une discipline philosophique tendant à éclairer la question de la descendance et de la transformation des espèces.

II. — Le principal recueil classique récent en cette matière est le traité de Bateson (*Materials for the Study of Evolution*, 1894). Il a été, comme l'indique d'ailleurs son titre complet, envisagé « with especial regard to discontinuity in origin of

---

(1) Boettger, *Die Veränderlichkeit der Schale von* Iberus gualtierianus. (44 Bericht Senkenb. Nat. Gesellsch., 1913, p. 183.) — Ancey. *Réflexions sur la Faune malacologique du lac Tanganika et catalogue des Mollusques de ce lac.* (Bull. sci. France et Belgique. t. XL, 1906, p. 253.) — Blanford, *On the specific Identity of the described Forms of* Tanalia. (Trans. Linn. Soc. London, vol. XXIII, 1862, p. 610.)

species », c'est-à-dire qu'il constitue surtout un recueil de variations *brusques* ou fortes, notamment de variations du nombre des parties (ou variations méristiques), le plus souvent individuelles et non fréquentes, et particulièrement chez les Vertébrés et les Arthropodes.

Or, quand on se trouve en présence d'un problème d'une telle complexité et d'une portée philosophique aussi étendue, il est sage de l'aborder par le plus grand nombre possible de côtés à la fois, sans point de vue particulier ni parti pris quelconque, et, d'autre part d'éviter des conclusions établies sur un trop petit nombre d'espèces ou de groupes; car il peut être dangereux de construire toute une nouvelle doctrine de l'évolution sur l'observation et l'expérimentation d'une seule forme végétale ou animale, et il est assurément préférable de se baser sur un nombre considérable d'observations de variations de toute espèce : fortes ou faibles, isolées ou fréquentes, etc.

Aussi, convaincu de l'importance, au point de vue de l'origine des espèces, de la question des variations brusques et des variations lentes d'une part, et de celle de la transmissibilité des variations acquises d'autre part, ai-je, au IX[e] Congrès international de Zoologie, à Monaco, en 1913, signalé ces deux objets parmi les questions générales que pourrait utilement aborder l'activité *collective* des zoologistes « spécialistes » (1).

Je dis « collective », parce que ce serait, en effet, un travail formidable que de rechercher et étudier toutes les variations dans le règne animal entier, et Darwin l'entrevoyait déjà quand il écrivait l'Origine des espèces (2). Mais il pourrait cependant

---

(1) Pelseneer, *Sur l'opportunité d'inscrire des questions générales à l'ordre du jour des prochains Congrès*. (IX[e] Congrès intern. de Zool., tenu à Monaco, 1914, p 84.)

(2) « Les naturalistes les plus expérimentés seraient étonnés du nombre de variations, affectant les parties les plus importantes de l'organisme, dont ils pourraient recueillir le témoignage dans le cours d'un certain nombre d'années et d'après les sources faisant autorité. » (Darwin, *L'origine des espèces*, trad. Royer, p. 57.)

s'exécuter si des spécialistes avaient la patience de l'entreprendre simultanément pour leurs groupes respectifs.

Je dis aussi « spécialistes », parce qu'il y a nécessité incontestable d'être familiarisé non seulement avec la systématique, la paléontologie et la distribution géographique du groupe étudié, mais surtout avec toute sa morphologie, son embryologie et même sa physiologie. C'est pourquoi, afin de prêcher d'exemple, j'essaie aujourd'hui de réaliser ce projet pour les Mollusques. Je le fais à la fois d'après les observations recueillies dans mes lectures, et d'après les nombreux exemples de variation — en grande partie inédits — qu'il m'est arrivé d'observer occasionnellement pendant mes travaux de morphologie, d'embryologie et d'éthologie sur ces organismes, dont j'ai étudié de multiples espèces, appartenant à plus de 400 genres de toutes les classes.

Je me base donc ici sur une expérience déjà longue de ce groupe d'animaux, puisqu'elle a été acquise au cours de plus de trente-cinq années d'études ininterrompues de cet embranchement, et surtout sur l'examen de l'organisation de ses cinq classes et de l'embryologie des Gastropodes, Lamellibranches et Céphalopodes, plutôt que sur celui des coquilles actuelles et fossiles. Car les variations signalées jadis chez les Mollusques, ont été presque toujours d'ordre conchyliologique, tandis que les variations de l'organisme ou des « parties molles » étaient très généralement laissées de côté [1]; et la coquille ne reflète cependant qu'une très minime partie de la constitution générale : c'est pourquoi il importe d'examiner la variabilité ailleurs encore que sur elle.

Le présent travail étant la première tentative de ce genre, appliquée à un embranchement entier, il faut s'attendre à y

---

[1] Un premier aperçu sommaire de la variation des Mollusques, sous forme de discours présidentiel, par SYKES, porte plus particulièrement aussi sur les variations de la coquille. (*Variation in recent Mollusca.* [PROC. MALACOL. SOC. LONDON, vol. VI, 1905, p. 253].)

trouver des imperfections notables dans le plan ou le mode d'exposition; et, d'autre part, il ne peut manquer de s'y trouver aussi mainte lacune, outre la lacune volontaire, relative aux fossiles; et malgré le temps consacré aux recherches bibliographiques, et le soin avec lequel elles ont été faites, des cas de variation ont certainement échappé; cela est rendu inévitable par la multiplicité croissante des recueils scientifiques locaux, non seulement dans l'ancien monde, mais sur la terre entière, recueils qui sont fréquemment inaccessibles, et où sont parfois consignées des observations d'anomalie, à l'occasion d'études fauniques ([1]).

En réunissant ce qui a été constaté précédemment, et en joignant à de nombreuses figures originales, diverses figures empruntées à d'autres travaux (relatives à des variations que je n'ai pu observer par moi-même), j'ai voulu éviter au lecteur la recherche de renseignements éparpillés dans tant de recueils qu'il est souvent difficile d'avoir réunis sous la main. Puis, en essayant de faire de la synthèse de toutes ces observations précédentes, j'ai eu pour but :

1° De chercher à dégager ce qu'il y a de concordant au point de vue général, dans les résultats de tant de travaux partiels et de tant de constatations particulières;

2° De mettre en lumière les points méritant des observations plus étendues.

La réunion méthodique des multiples cas connus de variation rencontrés chez les Mollusques, permettra, en effet, d'apercevoir les divers exemples (organes, individus ou espèces), dont l'étude pourra le plus utilement être poursuivie; quelques-uns seulement ont été abordés aujourd'hui. Pour ceux qui voudront entamer des recherches sur une partie de ce sujet, il se trouvera

---

([1]) Il y a là une raison sérieuse pour que le travail correspondant soit entrepris *sans retard* dans d'autres groupes que les Mollusques : car à tarder des années encore, les difficultés d'ordre bibliographique iront en croissant de plus en plus, et rendront l'entreprise de moins en moins commode à réaliser.

donc ici une première orientation et une sorte de mise au point.

Pour modestes que soient les résultats atteints par ce travail, ils contribueront cependant à faciliter au moins les tentatives ultérieures de faire progresser, par l'étude de Mollusques, la question de la variation et de la transformation des espèces.

III. — La variation a été envisagée dans les Mollusques, au point de vue biométrique, par application des méthodes introduites dans la science par le mathématicien *belge* Quetelet (1796-1874) ; l'expérience a montré (et je puis confirmer) que la méthode biométrique peut être utilement appliquée à éclairer des questions particulières bien nettement définies, relatives à la variation.

Il ne faut pas se dissimuler toutefois, que la méthode statistique ne peut rien révéler sur la *nature* ou le principe du phénomène, mais seulement sur son allure et certaines de ses conséquences. Et des études statistiques de cette espèce seraient sans grande utilité, si l'on ne s'efforçait pas en même temps de reconnaître les conditions d'existence qui accompagnent les variations et d'y découvrir éventuellement la cause de celles-ci.

Il est à peine nécessaire, en effet, de faire remarquer l'imperfection d'un système qui consisterait à étudier les variations, en recueillant de nombreux individus sans s'inquiéter en même temps de leur domaine topographique et des nombreux facteurs qui y exercent leur action. Car il n'y a pas moyen de déterminer les causes possibles de la variation, sans bien connaître aussi les conditions d'existence des diverses « formes » de celle-ci.

Une des faces du problème, et non la moindre, consiste donc essentiellement à rechercher quelles sont les conditions biologiques d'environnement qui sont éventuellement en rapport avec les diverses modifications constatées, ou les variations que peuvent engendrer divers facteurs extérieurs du milieu.

Mais ce côté « dynamique » du sujet (par opposition au côté

statique ou morphologique pur) commence seulement à être envisagé ; et il n'y a encore qu'un petit nombre de recherches ou d'expériences qui aient été entreprises à ce point de vue éthologique, c'est-à-dire en vue de l'explication naturelle des variations, notamment par l'influence modificatrice éventuelle du milieu.

Il y a donc lieu de réunir aussi les observations qui ont pu être faites sur le « comportement » des Mollusques ou leur façon de réagir aux divers facteurs de l' « environnement ».

Telles sont les raisons qui ont déterminé l'orientation et le plan du présent travail, suivant une subdivision établie dans le sommaire qui précède cette introduction.



LES VARIATIONS ET LEUR HÉRÉDITÉ CHEZ LES MOLLUSQUES

PREMIÈRE PARTIE

La variabilité chez les Mollusques.

Parmi les nombreux exemples de variation observés chez les Mollusques, les plus démonstratifs théoriquement, au point de vue du problème de l'origine des espèces, seraient ceux rencontrés au même endroit, dans des dépôts géologiques superposés : car ils donneraient la démonstration de variations produisant des transformations zoologiques au cours du temps.

Toutefois, pour qu'ils soient valables, il faut que ces exemples de variation dans le temps aient été extraits de dépôts immédiatement consécutifs, d'âge exactement déterminé : condition malheureusement rencontrée rarement.

D'autre part, pour tous les Mollusques fossiles, les variations éventuelles ne peuvent être étudiées que sur la coquille seule (bien des fois incomplète d'ailleurs) ; conséquemment, on n'est nullement renseigné sur la nature des variations correspondantes dans le reste de l'organisation. Et cela est d'autant plus marqué

qu'il s'agit d'organismes plus anciens — paléozoïques ou mésozoïques — très différents des formes actuelles.

En outre, en présence de l'impossibilité d'une confirmation expérimentale, les phénomènes de descendance ou de dérivation effective ne peuvent être que simplement *présumés* chez les formes éteintes; tandis qu'une variation actuelle peut éventuellement être soumise à l'expérimentation et devenir alors aussi une variation dans le temps.

De sorte que, pour l'étude des phénomènes divers de la variabilité, les formes contemporaines ou actuelles sont encore supérieures aux fossiles, parce qu'elles permettent notamment :

1° L'examen de la variation dans *toute* l'organisation;

2° Des expériences éventuelles sur l'hérédité des variations, ainsi que sur l'époque et la cause de leur apparition.

Sans donc négliger absolument la variation dans les espèces fossiles, il n'y faut pas attacher une importance aussi grande qu'à celle des espèces actuelles ou vivantes; on doit laisser surtout de côté, par exemple, les formes les plus anciennes et particulièrement les Céphalopodes primaires et secondaires, si différents des actuels, que nous n'avons guère de notions bien précises sur leur conformation.

I. — Variations observées chez l'adulte dans les divers organes.

Les variations dans la conformation extérieure apparaissent aussitôt qu'on examine au point de vue de la zoologie systématique pure, un nombre suffisant d'individus. Au contraire, les variations dans les organes intérieurs ne sont pas toujours reconnues, même chez les espèces les plus communes, aussitôt que l'organisation a été étudiée par dissection. Car elles nécessitent l'examen intérieur de *très nombreux* spécimens, ce qui

n'est guère réalisé que dans le cas des monographies anatomiques. L'utilité de ces dernières, dont l'importance a parfois été mise en doute, apparaît donc ici.

Mais tous les auteurs de monographies n'ont pas eu l'attention attirée sur cette particularité des variations dans l'organisation, ou du moins sur la variation de tous les appareils. Et comme on le verra plus loin, les variations dans les organes intérieurs ont été relativement le plus souvent signalés d'abord à propos de nerfs et de vaisseaux, c'est à-dire pour des appareils allongés qui doivent se ramifier sur leur parcours.

Quoi qu'il en soit, les variations sont nombreuses. Rien que pour l'organisation proprement dite (non compris la coquille), au lieu d'une vingtaine d'observations signalées par Bateson, il en est rassemblé ici près de deux mille, portant sur quantité de genres différents de tous les groupes, et dont bien des centaines sont originales et inédites.

Et cependant, chez les cinquante mille espèces de Mollusques vivants, il n'y a guère que quelques centaines d'organes ou d'appareils différents, susceptibles de variation.

Il faut naturellement mettre à part des « variations » dues à l'âge, et qui, étant communes à tous les individus, sont donc un caractère *normal* de l'espèce et ne constituent pas des variations dans le sens usuel, consacré, du mot.

Ainsi, tout comme dans d'autres groupes, la croissance détermine des changements (notamment dans des appareils en régression, dont la rudimentation va en croissant chez l'adulte). Par exemple :

1° Pied : réduit chez l'adulte (animaux fixés : *Ostrea*, ou sédentaires : *Teredo*, etc.) ;

2° Byssus : atrophié chez l'adulte (*Unio*, *Cyclas*, *Teredo*, certains *Pecten*, etc.) ;

3° Otocystes : atrophiés dans l'adulte (*Vermetus* et autres Mollusques fixés) ;

4° Manteau : envahissant la coquille entière, qui n'est que

partiellement recouverte chez le jeune (*Cryptochiton*) ([1]); l'inverse dans *Spirula* ([2]) : adulte à coquille partiellement découverte, tandis qu'elle est totalement couverte dans le jeune;

5° Opercule : caduc chez l'adulte (*Limacina arctica* et *Limacina antarctica*);

6° Yeux branchiaux de Lamellibranches : disparaissant du côté fixé à l'état adulte, chez certains genres (*Meleagrina, Anomia*);

7° Charnière de la coquille des Lamellibranches : dents devenues plus épaisses chez l'adulte, et s'oblitérant parfois, exemple : chez des *Cardiidae*, *Cardium* ou *Serripes* (ou encore *Acardo*) *groenlandicum*;

8° Forme de la coquille, — dans bien des genres, — et non seulement son indice (voir ci-après : I, 1° Gastropodes, *a*, — Lamellibranches, *a*, et même Céphalopodes), mais sa forme générale; exemples :

Fissurella, Patella, etc., enroulée chez le jeune, conique chez l'adulte; forme de l'ouverture : *Cypraea*, de plus en plus étroite avec l'âge; forme de la lèvre ou du bord extérieur de l'ouverture : échancrure vélaire de la coquille larvaire de nombreux Streptoneures, cause fréquente du phénomène d'hétérostylie; bourrelet épais, seulement chez l'adulte : divers Pulmonés terrestres; bord dentelé chez l'adulte : *Rostellaria, Pterocera*, etc.; coquille à enroulement serré chez le jeune, déroulée chez l'adulte : *Vermetus, Magilus*, etc.; carène dans le jeune âge, disparaissant chez l'adulte (*Hyalinia candidissima, Helix pisana*, etc.; ombilic large chez l'adulte, médiocre chez le jeune (*Hyalinia nitens*); rangée d'épines chez l'adulte seulement : *Murex*, etc.; plis columellaires diminuant en nombre

(1) HEATH, *External Features of the young Cryptochiton*. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1897.)

(2) JOUBIN, *Observations sur une jeune* Spirula. (BULL. INST OCÉANOGR. MONACO, 1910, n° 1910.)

chez l'adulte : divers *Marginella* (1), ou même disparaissant chez l'adulte : divers *Pupa* (2) ;

Valve droite à bord seulement excavé dans le jeune, troué dans l'adulte : *Anomia*; valves de l'adulte soudées ensemble : *Aspergillum*; épines postérieures chez le jeune seulement : *Saxicava* (3), *Corbula* (4).

9° Longueur des nageoires relativement à la longueur totale du corps, dans les Céphalopodes (Décapodes) : cette longueur augmente avec l'âge, par exemple chez *Loligo indica*, où les jeunes stades possèdent des nageoires beaucoup plus courtes que la moitié de la longueur du corps, tandis que les individus plus âgés les ont plus longues que cette moitié (5).

10° Extension de certaines ramifications rénales dans les *Chiton*.

11° Nombre de certaines parties :

a) Valves des Chitonidae (la 8e apparaissant tardivement) ;

b) Dents de la radula ;

c) Côtes dans la mandibule (*Helix*, *Arion*, etc.) ;

d) Ventouses des appendices acétabulifères des Gymnosomes Pneumonodermatidae ;

e) Otoconies dans l'otocyste ;

f) Glandes génitales accessoires :

---

(1) Par exemple : *M. anxia*, Hedley, *Mollusca from the Hope Islands, North Queensland*. (Proc. Linn. Soc. New South Wales, vol. X-XXIV, 1909, p. 453, pl. XLIII, fig. 86 [adulte : 3 plis], 87 [jeune : 5 plis].)

(2) Par exemple : *Pupa cylindracea* et *P. anglica*, où les plis de l'état post-embryonnaire disparaissent en grande partie chez l'adulte. (Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, p. 67.)

(3) Gould, *Report on the Mollusca of Massachusetts* (edited by Binney). Boston, 1870. — Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 1127. — Jackson, *Phylogeny of the Pelecypoda; the Aviculidae and their Allies*. (Mem. Boston Soc. Nat. Sci., vol. IV, 1890, p. 372, fig. 50.) — Petersen, *Det videnskabelige Udbytte af Kanonbaaden « Hauchs » Togter*. Copenhague, 1889-1893, p. 93.

(4) Massy, *Note on an early spinous stage in* Corbula gibba. (Journ. of Conch., vol. XIII, 1911, p. 191.)

(5) Hoyle, *Report on the Cephalopoda*. (Zool. Challenger Expedit., part XLIV, 1881, pp. 156-157.)

g) Lames ou pinnules de la branchie : *Sepia, Atlanta, Crepidula, Pleurobranchus, Solenomya,* et nombre des plumes branchiales dans certains Doridiens (*Chromodoris*) (voir plus loin, 7°);

h) Invaginations osphradiales : *Paludina;*

i) Renflements de l'appendice caudal des *Pterotrachaea*, etc.

Mais pour tous ces derniers points, et d'une façon générale, pour le nombre des parties d'organes formées d'appareils multiples, il n'en est pas toujours ainsi dans *tous* les cas, ainsi notamment pour :

a) Les branchies des Chitonidae ;

b) Les yeux palléaux des *Pecten ;*

c) Les yeux dorsaux des *Oncidium ;*

d) Les pinnules des branchies des Opisthobranches ;

e) Les dents des mandibules de *Janus;*

f) Les glandes palléales de *Oncidium*, etc., ainsi qu'on le verra plus loin, dans les parties traitant respectivement de ces divers points.

12° A côté de variations définitives dues à l'âge, il y a aussi des variations saisonnières, provenant d'une certaine périodicité dans les phénomènes d'alimentation et surtout de reproduction, exemples :

a) Variation saisonnière de la quantité de glycogène (dans le tissu conjonctif du foie); elle a été constatée tant dans des Gastropodes que dans les Lamellibranches. Comme exemple des premiers, on peut citer *Helix pomatia*, où il disparait tout à fait après un mois de sommeil hibernal, tandis qu'il est au maximum au mois de juin [1]; *Ostrea edulis* peut servir d'exemple pour les seconds : on y voit la quantité de glycogène augmentant du commencement d'août à la fin d'octobre, puis décroissant avec

[1] YUNG, *Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot.* (MÉM. COUR. ACAD. BELG., t. XLIX, 1887, p. 113.) — Voir aussi SCHÖNDORFF, *Der Glykogenstoffwechsel der Weinbergschnecke* (Helix pomatia) *im Winterschlaf und beim Auskriechen.* (ARCH. GES. PHYSIOL., Bd CXLVI, 1912, p. 151.)

un minimum vers le milieu de décembre, après quoi l'accroissement reprend jusqu'à un moment entre le commencement d'avril et celui de mai : alors la décroissance reprend jusqu'au début d'août [1];

b) Variations saisonnières de couleur : chez certains Pulmonés (*Succinea putris*), la chaleur et l'humidité de l'été contribuent à diversifier les couleurs des individus, tandis que le froid de l'hiver les rend plus foncées [2];

c) Variation saisonnière du volume de certaines glandes génitales accessoires, par exemple de la glande prostatique de *Arion empiricorum*, qui, à une époque déterminée, devient beaucoup plus grande, jusqu'à occuper près de la moitié de la cavité du corps, ou encore de la glande albuminipare ou de la « glaire », qui, au moment de l'accouplement, devient cinq à six fois plus grande dans les *Limax* et les *Helix* [3] et le « corps piriforme » du conduit femelle de *Limnaea stagnalis* [4].

Enfin, il faut exclure des faits de variation, les phénomènes normaux de dimorphisme sexuel. Celui-ci se manifeste déjà extérieurement dans d'assez nombreux Céphalopodes, Gastropodes et Lamellibranches, même autrement que par la présence de l'appareil copulateur chez les deux premiers groupes (hectocotyle ou pénis). D'une façon très générale, la femelle est relativement plus large et souvent plus grande; ainsi :

A. **Céphalopodes.** — *a*) Dibranches; α) Octopodes : outre que l'hectocotyle est caduc dans les *Tremoctopus*, *Ocythoe*

---

(1) Milroy, *Seasonal variations in the Quantity of Glycogen present in Samples of Oysters*. (Fisheries Ireland, Sci. Invest., vol. IV, 1909, p. 5.)

(2) Rieper, *Studien an* Succinea. (Ann. Soc. Zool. et Mal. Belg., t. XLII, 1913, pp. 156-157.)

(3) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 193.

(4) Roszkowski, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman*. (Rev. Zool. Suisse, t. XXII, 1914, p. 474.

et *Argonauta*, la femelle de ce dernier est environ quinze fois plus grande, et seule pourvue d'une coquille (sécrétée par le pied); β) Décapodes : la coquille est plus large, surtout dans les *Sepia* (1); la forme du mâle est aussi plus allongée dans des *Loligo*, surtout *L. media*.

b) Tétrabranches : ici, par suite de la présence du spadix et de la largeur conséquemment plus grande du capuchon céphalique, c'est chez le mâle que l'ouverture de la coquille est plus large (2).

B. **Gastropodes** (seulement chez les Streptoneures, les Euthyneures — Opisthobranches et Pulmonés — étant hermaphrodites) : la femelle est manifestement plus grande, surtout dans de nombreux Taenioglosses.

Voici les principaux cas qui en ont été signalés : *a*) parmi les Rhipidoglosses, *Trochus helicinus*, dont la femelle a la coquille plus bombée (3); des *Navicella* de l'Archipel malais (4), les *Helicina* (5); *b*) parmi les Taenioglosses : *Ampullaria gigas* (6), les *Paludina* (7) et *Campeloma* (8), divers *Littorina* : *L. rudis* (9),

---

(1) De Blainville, *Différences de la coquille des individus de sexe différent dans les Mollusques Céphalopodes*. (Journ. de Phys., t. 1, 1823, p. 92.) — Lagatu, *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, t. XLII, 1888. — Fischer, *Journ. de Conch.*, t. XLIV, 1897.

(2) Willey, *In the Home of the* Nautilus. (Natur. Sci., vol. VI, 1895, p. 411, fig. 1 [*N. pompilius*].) — Vayssiere, *Étude sur l'organisation du Nautile*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], sér. 8, t. II, 1896, p. 158 [*N. pompilius* et *N. macromphalus*].)

(3) Simroth, *Mollusca*. (Bronn's Tier-Reich, Bd III, II abt., p. 629.)

(4) Ibid., p. 629.

(5) Wagner, *Ueber Formunterschiede der Gehäuse bei männlichen und weiblichen Individuen der Helicinilen*. (Abh. Senkenb. Gesellsch., Bd XXXII, 1910, p. 181.)

(6) Koehler, *Ueber Laichgeschäft und Geschlechtsunturschied bei* Ampullaria gigas. (Blaetter f. Aquar.- und Terrarienkunde, 1905.)

(7) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. I, p. 166.

(8) Call, *On the Gross Anatomy of* Campeloma. (Amer. Natur., vol. XXII, 1888, pl. VI, fig. 1 et 2.)

(9) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Mém. Acad. Belg. [Classe des sciences], t. III, 1911, pl. I, fig. 1 et 2.)

L. obtusata (1), *Lacuna pallidula* (2), les *Rissoa* et *Barleeia* (3), *Hydrobia ulvae* (4), *Cyclostoma elegans* (5), les *Vermetus*, où la femelle a le manteau et la coquille fendus dorsalement; les *Crepidula*, où la femelle est de beaucoup la plus grosse, au maximum dans *C. plana* (elle y est seize fois plus grande que le mâle) (6), *Thyca stellasteris*, où il en est de même (7), *Megadenus holothuricola* et *Strombus pugilis* (8); *c*) parmi les Hétéropodes, le mâle des Pterotrachaeidae possède une ventouse au pied, et la femelle a les tentacules réduits ou nuls; *d*) parmi les Rachiglosses, un dimorphisme notable a été signalé chez : *Mitra zonata* (9), *Fulgur carica* (10), *Buccinum undatum* (11), *Concholepas peruviana* (12), et parmi les Toxiglosses, certains *Pleurotoma*.

C. **Lamellibranches.** — Le dimorphisme sexuel n'a été constaté jusqu'ici que chez certains Unionidae (*Lampsilis*, *Unio*

---

(1) JEFFREYS, *British Conchology*, vol. III, p. 360.

(2) PELSENEER, *Sur l'exagération du dimorphisme sexuel chez un Gastropode marin*. (JOURN. DE CONCH., t. L, 1902 [femelle seize fois plus lourde].)

(3) JEFFREYS, *loc. cit.*

(4) IBID. (coquille carénée dans la femelle).

(5) TAYLOR, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 26. — BOYCOTT, *Sexual difference in the shell of* Cyclostoma elegans. (JOURN. OF CONCH., vol. XII, 1909, p. 324.)

(6) CONKLIN, *Environmental and sexual dimorphism in* Crepidula. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1898, p. 435.)

(7) VANEY, *L'adaptation des Gastropodes au parasitisme*. (BULL. SCI. FRANCE ET BELG., t. XLVII, 1913, p. 7 [mâle trois fois plus petit].)

(8) ROSEN, *Zur Kenntniss der parasitischen Schnecken*. (LUND UNIV. ARSSKR., 1910, p. 57 [mâle plus petit].) — COLTON, *Sexual dimorphism* in Strombus pugilis. (NAUTILUS, t. XVIII, 1905, p. 138.)

(9) VAYSSIÈRE, *Étude zoologique et anatomique de la* Mitra zonata, Marryat. (JOURN. DE CONCH., t. XLIX, 1901, p. 82.)

(10) Le mâle a le siphon plus étroit et cylindrique, la femelle l'a plus large et ouvert (LEIDY).

(11) Des mâles presque nains ont été décrits par MORSE, *On a diminutive form of* Buccinum undatum *male, a case of natural selection*. (PROC. BOSTON SOC. NAT. HIST., vol. XVIII, 1877, p. 137.)

(12) HALLER, *Die Morphologie der Prosobranchier*. (MORPH. JAHRB., Bd XIV, 1888, p. 129.)

tumidus et *U. batavus,* dont la femelle est plus courte et plus ventrue), chez des *Astarte*, dont la femelle a le bord de la coquille crénelé et chez *Meleagrina margaritifera,* où le mâle a la valve gauche (supérieure) plus plate et le contour de la coquille plus arrondi.

1. — COQUILLE.

C'est à la coquille que se rapportent la plupart des variations observées sur les Mollusques, étudiés le plus souvent à ce point de vue seulement. Les conchyliologistes ont ainsi signalé d'innombrables variations dans presque toutes les espèces des divers groupes.

Il ne peut être question de les énumérer toutes. Mais il a été réuni ici, autant que possible, les divers types de variation. Dans le cas où une variation est très répandue, il n'en est cité que quelques exemples ; si, au contraire, la variation est peu commune, les diverses espèces qui la présentent sont indiquées.

A. **Amphineures.** — *a*) Nombre des plaques dans les Polyplacophores (normalement. il y en a huit) :

Un *Chiton laevis* à sept valves a été décrit par Montagu, sous le nom de *Chiton « septemvalvis »*. Les autres cas de Polyplacophores avec un nombre anormal (hypomère) de valves, sont :

Un *Mopalia ciliata* à sept valves (1) ; un *Cryptoplax striatus* à trois valves (2) ; un *Ischnochiton contractus* à trois valves (peut être phénomène de fusion) (3) ; un *Ischnochiton conspicuus* à six valves (4) ; un *Ischnochiton sp.* à six valves (5);

(1) PILSBRY, fide *Simroth*. (BRONN'S TIERREICH, Bd III, I Abth., p. 304, fig. 36.)

(2) HENN, *List of Mollusca found at Green Point, Watson's Bay, Sydney*. (PROC. LINN. SOC. NEW SOUTH WALES, vol. IX, 1894, p. 168.)

(3) SYKES, *Malacological notes*. (JOURN. OF MALACOL., vol. VII, 1900, p. 164.)

(4) STEARNS, *An abnormal Chiton*. (NAUTILUS, vol. XV, 1901, p. 53.)

(5) DALL, *Science*, vol. XII, 1903, p. 823.

un *Trachydermon ruber* à six valves [1]; un *Nutallochiton sp.* à sept valves [2].

Enfin, parmi le grand nombre de spécimens vivants ou conservés qui me sont passé sous les yeux, j'ai eu l'occasion d'en rencontrer plusieurs présentant le phénomène d'hypomérie des valves, c'est-à-dire de diminution de leur nombre.

C'est d'abord un *Onitochiton undulatus*, de Lyttelton (Nouvelle-Zélande), à sept valves (fig. 1), avec trente et une paires de branchies (nombre un peu inférieur à la moyenne constatée dans cette espèce) et avec une seule paire de communications auriculo-ventriculaires au lieu de deux; l'indice (rapport de la longueur à la largeur de la coquille) était de 20/10 au lieu de 22/10 (normale).

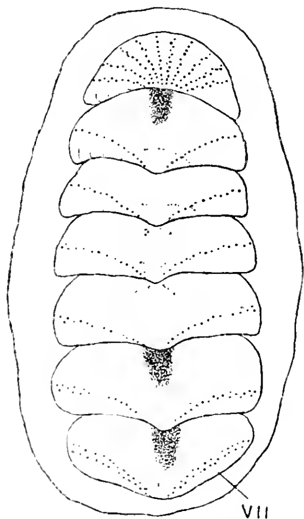


FIG. 1. — *Onitochiton undulatus*, à sept valves, vu dorsalement, × 4; VII, septième valve. — Original.

Puis, chez *Chiton (Boreochiton) marginatus* : un exemplaire, dont les valves 6 et 7 étaient partiellement fusionnées au côté au droit; trois individus à sept valves (sur plusieurs centaines qui avaient été pris vivants, à Wimereux); leurs indices étaient respectivement : 14/10, 15/10 et 15/10; leurs rangées branchiales : dix-sept des deux côtés dans les deux premiers, quinze d'un côté et dix-sept de l'autre, dans le troisième, c'est-à-dire dans les trois cas, un nombre inférieur à la moyenne de l'espèce [3]; un spécimen à six

---

[1] BLANEY, *List of Shell-bearing Mollusca of Frenchman's Bay, Maine.* (PROC. BOSTON SOC. NAT. HIST., vol. XXXII, 1904, p. 39.)

[2] BAILY, *Shells of La Jolla.* (NAUTILUS, vol. XXI, 1907.)

[3] Un *Chiton sp.* à sept valves a encore été figuré dans le *Voyage de Krusenstern* (fide QUOY et GAIMARD, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe,* vol. III, p. 372).

valves, dont l'indice était 13/10 et qui n'avait que quinze branchies d'un côté et treize de l'autre (fig. 2).

En tout, il a donc été observé huit exemplaires à sept valves, trois à six et deux à trois. On remarquera que tous ces cas présentent une réduction du nombre des valves (hypomérie) : mais il n'a jamais été rencontré d'individu offrant l'hypermérie des valves, c'est-à-dire plus de huit plaques.

b) Variation de couleur : celle-ci est très fréquente et se manifeste à un très haut degré, par exemple chez *Tonicia elegans* [1], au point que le caractère tiré de la couleur y est

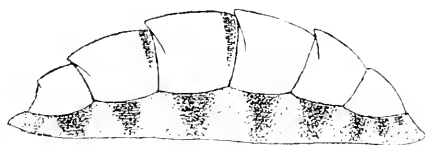


Fig. 2. — *Chiton (Boreochiton) marginatus*, individu à six valves, vu du côté droit, × 6. — Original.

secondaire et doit laisser le premier rang à la sculpture des valves.

Au point de vue de la coloration, il a été signalé, chez *Toninicia marmorea* et *T. lineata*, que la variation de couleur porte souvent sur les valves 2, 4 et 7 de la même façon [2]. L'examen de diverses espèces disponibles m'a montré qu'il arrive parfois que trois valves varient ensemble, mais que ces trois valves ne sont pas toujours les mêmes : 2, 3, 5 ; 2, 6, 7 ; 3, 5, 6 ; 3, 6, 7 : 4, 5, 6 ; 4, 5, 7 ; et dans une même espèce dont on observe de nombreux spécimens, on trouve des « formules » différentes.

---

(1) Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen.* (Zool. Jahrb. [Suppl. IV], 1897, pp. 203-204.)

(2) Bateson, *loc. cit.*, p. 308.

par exemple, chez *Tonicia fastigiata*, 2, 4, 7; 2, 5, 6 et 2, 3, 5, 6. Cependant, chez cette dernière espèce, il arrive assez fréquemment que varient ensemble les valves 2 et 4, d'une part, et les valves 4 et 7, d'autre part.

c) Variations dans l'ornementation : elle peut porter :

Sur le nombre d'entailles marginales des valves ; par exemple : chez *Nutallochiton hyadesi*, où l'on observe de fréquentes oscillations dans leur nombre et parfois une asymétrie de l'un à l'autre côté ([1]) ; ou encore chez *Cryptochiton porosus*, où il y a une simple entaille de chaque côté, qui peut être parfois rudimentaire ([2]).

Sur le nombre de côtes rayonnantes des champs latéraux, par exemple : de 3 à 6, sur les valves 2 à 7, chez *Chiton nigrovirens* ([3]).

Sur le nombre de rangées de tubercules aux valves, par exemple : cinq ou six, à la valve 2; quatre ou cinq, à la valve 3; trois ou quatre, à la valve 4, chez *Cryptoplax burrowi* ([4]).

B. **Gastropodes.** — C'est parmi les Gastropodes qu'il s'est rencontré le plus de matériaux pour l'étude de la variation de la coquille; c'est sur eux, et principalement sur les Pulmonés, qu'ont porté les observations des précurseurs en cette matière, tant pour les vivants que pour les fossiles.

Pour ce qui concerne les Gastropodes fossiles (tertiaires notamment), il en sera parlé à propos de la continuité de l'évolution (2e partie, I) et de l'orthogénèse (2e partie, III); ici, comme il a été dit plus haut, il ne sera essentiellement question que de formes actuelles.

---

(1) Plate, *loc. cit.*, partie *B*, p. 139, et partie *C*, p. 537.

(2) H. et A. Adams, *The genera of recent Mollusca*, vol. I, 1858, p. 482.

(3) Nierstrasz, *Beiträge zur Kenntniss der Fauna von Süd-Afrika* (Suppl. VI). (Zool. Jahrb. [Syst., Geogr. und Biol.], t. XXIII, 1906, p. 503.)

(4) Nierstrasz, *Die Chitonen der Siboga-Expedition*. (Résultats, etc., du Siboga, t. XLVIII, 1905, p. 72.)

L'ensemble des caractères d'un individu est découpé d'une façon purement abstraite et conventionnelle, en « facteurs » d'une description; au point de vue des variations si nombreuses dans la coquille, on peut classer les caractères sous quatre chefs principaux : forme, taille, couleur et ornementation.

a) Forme. — Un des principaux facteurs de la forme est le rapport entre la hauteur de la coquille et sa largeur (que la coquille soit enroulée ou conique) : ce rapport est l'*indice*.

α) *Variation de l'indice*. — Cette variation peut être continue ou d'apparence brusque; et, dans l'un et l'autre cas, elle peut être dans le sens de l'augmentation ou de la diminution.

1. Variation continue dans le sens de l'augmentation, c'est-à-dire de l'élongation de la spire. Il faut remarquer ici que la courbe de variation peut être faussée par le mélange des deux sexes, dans les cas fréquents où il y a dimorphisme (1), ou par le mélange d'âges différents (2).

---

(1) *Buccinum*. Malard, *Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des coquilles turbinées (Buccins)*. (Bull. Mus. Hist. nat., 1906, p. 325.) — *Campeloma*. Call, *On the gross Anatomy of* Campeloma. (Amer. Natur., vol. XXII, 1888, pl. VII, fig. 1 et 2.) — *Littorina*. Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Mém. Acad. Belg., t. III, pl. I, fig. 1 et 2 : *Littorina rudis*, 1911.)

(2) L'indice varie en augmentant avec l'âge (la longueur devenant proportionnellement plus grande) chez beaucoup de formes de Gastropodes coniques ou enroulés; exemples : *Patella vulgata*. Russell, *Environmental Studies on the Limpet*. (Proc. Zool. Soc. London, 1907, pp. 856 et 860 à 863.) — *Limnaea reflexa*. Baker, *Variation in* Lymnaea reflexa Say, *from Huron County*. (12th Rep. Michigan Acad. Sci., 1910, p. 60.) — *L. columella*. Colton, Lymnaea columella, *and selffertilization*. (Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, vol. LXIV, 1917.) — *Nassa obsoleta*. Dimon, *Quantitative Study of the Effect of Environment upon the form of* Nassa obsoleta *and* Nassa trivittata, *from Cold Spring Harbor, Long Island*. (Biometrika, vol. II, 1902, p. 33, et tableau *D*, p. 40.) — *Urosalpinx cinereus*. Walter, *Variation in* Urosalpinx. (Amer. Natur., vol. XLIV, 1910.) — « *Planorbis* » *multiformis*. Hickling, *The Variation of* Planorbis multiformis, Bronn. (Mem. and Proc. Manchester Lit. and Philos. Soc., vol. LVII, 1913, p. 6), et la chose est encore plus nettement visible dans les coquilles dites « pupiformes », telles que *Pupa*, *Hybocystis*, *Streptaxis*, etc.

Cette réserve faite, c'est une des variations les plus fréquentes ; mais elle offre toujours des intermédiaires ou transitions au même endroit ou dans des lieux voisins ; les espèces dites « communes » le démontrent à l'évidence : parmi les formes marines, les *Littorina, Buccinum, Purpura, Neptunea,* etc.; parmi les Pulmonés, les *Helix, Limnaea,* etc.; et, dans les autres espèces, chaque fois que la chose a été examinée, on l'y a trouvée confirmée [1]. Mais, outre ces coquilles externes, ce genre de variation peut affecter aussi les coquilles internes, par exemple celle de *Pleurobranchus monterosatoi* [2].

2. Variation continue dans le sens de la diminution de la saillie de la spire ou de la hauteur dans les coquilles non enroulées (comme *Patella*) : c'est la manifestation opposée de la même variation que la précédente; comme elle, elle est fréquente, avec intermédiaires.

3. Variation brusque, dans le sens de l'augmentation : déroulement partiel ou total de la spire. Variation rare, dans laquelle on peut distinguer plus ou moins trois degrés : subscalaire, scalaire, cératoïde (ou cornucopia). On l'observa surtout dans des formes à spire courte ou nulle normalement, parmi les genres marins, chez : *Trochus, Natica, Strombus, Conus;* parmi les Prosobranches d'eau douce : *Valvata, Bythinia,* etc., et parmi les Pulmonés : *Planorbis* (où elle est plus fréquente qu'ailleurs), *Limnaea* (*peregra :* Jeffreys, *stagnalis* : Mosley, *auricularia :* Wright, *palustris :* Salette, *truncatula :* Michel), *Helix* (où l'on cite comme ayant présenté la variation cératoïde

---

(1) Par exemple, dans *Fruticicola edentula* et *Cochlicopa lubrica*. (BOLLINGER, *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung*. Bâle, 1909, respectivement p. 67 et p. 101.)

(2) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*. (ANN. MUSÉE MARSEILLE, t. II, 1885, p. 119.) « Variations dans ses dimensions longitudinale et transversale, ainsi que dans son plus ou moins de concavité. »

ou cornucopia : *H. aspersa* et *H. bulimoidea*), *Zonites*, *Clausilia*, *Rumina decollata*. Il est fort rare que cette variation affecte la portion tout à fait initiale de la coquille. Dans les *Helix aspersa* cératoïdes, chaque fois que la chose a été examinée. on a reconnu que l'animal pouvait quitter sa coquille et n'y était pas attaché par le muscle columellaire (1).

4. Variation dans l'ampleur de l'ombilic : dans les espèces où il existe, il peut être plus ou moins ouvert suivant les individus; par exemple, chez *Helix pyramidata*, il est large ou étroit (2); chez *H. caperata*, il est plus ou moins ouvert (3); de même chez *H. incarnata* et *Valvata pulchella* (4); il existe même une race locale de *Achatina fulica* à ombilic ouvert (5); dans *Helix cespitum*, il est large ou étroit (« variété » *terveri*), avec, partout, des intermédiaires entre les deux formes (6).

5. Variation brusque dans le sens de la diminution : aplatissement ou variation planorbiforme ou bulloïde, etc. Anomalie très peu fréquente, connue par exemple dans quelques *Helix* [*H. nemoralis*, *H. aspersa*, et surtout *H. pomatia* (7)], *Limnaea palustris* (8), *Bythinia tentaculata* (9), *Turbinella napus* (10).

---

(1) MASEFIELD, Helix aspersa, *m. scalariforme Taylor*. (JOURN. OF CONCH., vol. XIV, 1913, p. 117.

(2) COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (ANN. SOC. AGRIC. LYON, 7e sér., t. III, 1895, p. 64.)

(3) PEARCE, *Journ. of Conch.*, vol. VI, p. 123.

(4) BOLLINGER, *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umbegung*. Bâle, 1909, respectivement p. 75 et p. 166.

(5) PILSBRY, *Manual of Conchology*, série II (Pulmonés), vol. XVII, p. 56.

(6) COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (LOC. CIT., p. 93.)

(7) BELLEVOYE, *Monstruosités et variétés de l'*Helix pomatia. (COMPTES RENDUS ASSOC. FRANÇ. AVANC. SCI., t. XXXVI [session de 1907].)

(8) MOQUIN-TANDON, *Histoire naturelle des Mollusques de France*, pl. XXXIV, fig. 31.

(9) SMITH, *Notice of a monstruosity of* Bythinia tentaculata. (JOURN. OF CONCH., vol. V, 1888, p. 315.)

(10) DE LA FONTAINE, *Deux anomalies de coquilles marines*. (ANN. SOC. MALACOL. BELG., t. X, 1875, pl. II, fig. 3 à 5.)

Cet enfoncement de la spire aurait pour conséquence extrême : l'hypertrophie.

β) *Sens de l'enroulement* (inversion). — Dans une espèce normalement dextre apparaît, exceptionnellement ou anormalement, un individu sénestre, ou réciproquement un individu dextre, dans une forme normalement sénestre.

On connaît actuellement un grand nombre d'espèces où cette variation du sens de l'enroulement a été observée (1).

---

(1) La première liste *générale* un peu importante de ces formes inverses a été donnée par Fischer in Fischer et Bouvier, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves* (Journ. de Conch., année 1892, p. 117). Un peu plus complets furent les catalogues publiés treize ans plus tard par Sykes, *Variation in Mollusca* (Proc. Malacol. Soc. London, vol. VI, 1905, p. 269), et par Ancey, *Observations sur les Mollusques Gastéropodes sénestres de l'époque actuelle* (Bull. Sci. France et Belgique, t. XL, 1906, p. 187). Enfin, au printemps de 1914, j'avais à l'impression, à Lille, un article sur l'inversion chez les Mollusques, avec une liste complétée des formes inversées. Ce mémoire n'a pas paru avant la guerre, et j'ignore encore actuellement ce qu'il est devenu. Pendant la correction de ses épreuves, il a été publié un travail de Dautzenberg, *Sinistrorsités et dextrorsités tératologiques chez les Mollusques Gastéropodes* (Bull. Soc. Zool. France, t. XXXIX, 1914, p. 50), où ce savant malacologue a dressé une liste plus complète que toutes les précédentes, renfermant même dix-huit espèces qui m'avaient échappé, mais où cependant, par contre, manquaient encore vingt et une autres espèces que j'avais inscrites dans mon article sous presse. C'est de la combinaison de ces deux derniers recensements qu'est née l'énumération ci-après.

Les divers catalogues auxquels il vient d'être fait allusion présentent certaines discordances provenant de ce qu'ils n'ont pas tous la même conception de l'espèce ou de la variété, ni surtout de la sinistrorsité : les uns considérant les *Planorbis* adultes comme dextres (alors que ce sont des sénestres légèrement hyperstrophes), les autres tenant les *Limacina* et les *Lanistes* pour sénestres, tandis qu'ils sont dextres hyperstrophes, d'autres encore comprenant des espèces normalement « amphidromes » : *Orthalicus regina, Campeloma decisa*, etc., ou des races sénestres locales : *Pupa contrarius, Eulota mercatoria*, ou négligeant les Mollusques nus. Il y a donc lieu de les rectifier à ces divers points de vue et de les compléter par l'adjonction de certaines anomalies oubliées ou constatées dans ces toutes dernières années surtout. On arrive ainsi, en les combinant, à une énumération d'environ deux cents espèces. Dans cette liste, j'ai indiqué, autant qu'il m'a été possible, le plus ancien auteur ayant constaté l'inversion.

Espèces dextres dont il a été rencontré un ou plusieurs exemplaires sénestres.

Gibbus lyonetianus Pallas (Nevill).
— *pagoda* Férussac (Schmalz).
Rhytida villandrei Gassiès (Gude).
Nanina zeus Jonas (Dautzenberg).
Xesta diplocincta Boettger (Sykes).
— *javanica* Férussac (Sykes).
— *umbilicaria* Le Guillou (Ancey).
Limax schwabi Frauenfeld (Seibert).
Zonites algirus Linné (Daube).
Hyalinia cellaria Müller (Johnson) et sa variété *septentrionalis*.
— *lucida* Draparnaud (Ancey).
— *nitens* Michaud (Gassiès).
— *nitida* Müller (Fischer).
— *nitidula* Draparnaud (Sykes).
Vitrina pellucida Müller (Brot).
Arion rufus Linné (Baudon).
Laoma moellendorfi Suter (Sykes).
Helix (*Mesomphyx*) *ligera* Say (Dautzenberg).
— (*Punctum*) *pygmaeum* Draparnaud (Dautzenberg).
— (*Pyramidula*) *alternata* Say (Bland).
— — *humilis* Hutton (Sykes).
— — *rotundata* Müller (Lett).
— — *rupestris* Draparnaud (Moitessier).
— — *solitaria* Say (Anthony).
— — *strigosa* Gould (Cockerell) et var. *cooperi*.

Helix (*Polygyra*) *albolabris* Say (Binney)
— — *appressa* Say (Binney).
— — *elevata* Say (Daulte).
— — *exoleta* Binney (Sykes).
— — *fallax* Say (Binney).
— — *hirsuta* Say (Lea).
— — *inflecta* Say (Anthony).
— — *mitchelliana* Lea (Bland).
— — *obvoluta* Férussac (Heathcote).
— — *profunda* Say (Sykes).
— — *septemvolva* Say (Binney).
— — *thyroides* Say (Sykes).
— (*Pleurodonta*) *auricoma* Férussac (Dautzenberg).
— — *lychnuchus* Müller (Fischer).
— (*Stylodonta*) *unidentata* Chemnitz (Porro).
— (*Hadra*) *bipartita* Férussac (Dautzenberg).
— (*Acavus*) *haemastoma* Linné (Sykes).
— — *phoenix* Pfeiffer (Sykes).
— (*Dorcasia*) *globulus* Müller (Sykes).
— — *lucana* Müller (Porro).
— (*Leucochroa*) *candidissima* Draparnaud (Sykes) et var. *umbilicata* et var. *maxima*.
— (*Geomitra*) *micromphala* Lowe (Dautzenberg).
— (*Helicella*) *acuta* Müller (Fischer).
— — *agna* Bourguignat (Dautzenberg).
— — *apicina* Lamarck (Moquin-Tandon).
— — *arenarum* Bourguignat (Dautzenberg).
— — *candidula* Studer (Dautzenberg).
— — *cantiana* Montagu (Nyst).

Helix (*Helicella*) *caperata* Montagu (Shaw).
— — *carthusiana* Müller (Dautzenberg).
— — *cespitum* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— — *conspurcata* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— — *ericetorum* Müller, ou *H. itala* (Michel).
— — *explanata* Müller (Moquin-Tandon).
— — *fasciolata* Poiret (Joba).
— — *moneriana* Bourguignat (Dautzenberg).
— — *neglecta* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— — *oreta* Bourguignat (Sykes).
— — *trepidula* Servain (Sykes).
— — *trochoides* Poiret (Moquin-Tandon.)
— — *unifasciata* Poiret (Puton).
— — *variabilis* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— — *virgata* Da Costa (Ashford).
— (*Hygromia*) *cinctella* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— — *hispida* Linné (Moquin-Tandon).
— — *limbata* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— — *rufescens* Pennant (Shaw).
— — *tristis* Pfeiffer (Lecocq).
— (*Vallonia*) *pulchella* Müller (Saint-Simon).
— (*Helicogona*) *arbustorum* Linné (Férussac).
— — *cornea* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— — *lapicida* Linné (Moquin-Tandon).
— — *quimperiana* Férussac (Daniel).
— (*Helicogena*) *aperta* Born (Terver).
— — *aspersa* Linné (Férussac) et var. *albina*.
— *pomatia* Linné (Müller).

Helix (*Otala*) *apalolena* Bourguignat (Sykes).
— — *axia* Bourguignat (Dautzenberg).
— — *lactea* Müller (Fischer).
— — *myristigmea* Bourguignat (Dautzenberg).
— — *punctata* Müller (Sykes).
— — *vermiculata* Müller (Robelin).
— (*Tachea*) *hortensis* Müller (Férussac).
— — *nemoralis* Linné (Chemnitz).
— — *splendida* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— — *sylvatica* Draparnaud (Charpentier).
— (*Iberus*) *platychela* Menke (Sykes).
— (*Euparypha*) *pisana* Müller (Moitessier).
— (*Eulota*) *fasciola* Draparnaud (Jones et Preston).
— — *fruticum* Müller (Locard).
Placostylus aesopus Gassiès (Sykes).
— *fibratus* Martyn (Fischer).
— *ouveanus* Mousson (Crosse) et var. *lifuanus*.
— *senilis* Gassiès (Fischer).
Orthalicus (*Liguus*) *fasciatus* Müller (Fischer).
— *undatus* Bruguière (Sykes).
— *vexillum* Wood (Recluz).
Liguus poeyi Pfeiffer (Ancey).
— *virgineus* Bruguière (Porro).
Rumina decollata Linné (Sykes) et var. *maxima*.
Ena (*Buliminus*) *detrita* Müller (Dickin).
— — *obscura* Leach (Boycott).
Cerion (*Strophia*) *fordii* Pilsbry et Vanatta (Plate).
Pupa armigerella Reinh. (Ancey).
— *avenacea* Bruguière (Sykes).

Pupa bigorrensis Charpentier (Sykes).
— *brauni* Rossmaessler (Partiot).
— *cylindracea* Da Costa (Moquin-Tandon).
— *farinesi* Desmoulins (Ancey).
— *muscorum* Linné (Fischer).
— *umbilicata* Draparnaud (Fischer).
Vertigo substriata Jeffreys (Booth).
Clausilia livida Menke (Dautzenberg).
Achatina fulica Férussac (Ancey).
— *panthera* Férussac (Sykes).
— *reticulata* Pfeiffer (Ancey).
Cochlicopa tridens Pulteney (Emmet).
Cionella lubrica Müller (Fischer).
Ferrusacia barclayi Benson (Nevill).
— *subcylindrica* Linné (Locard).
Caecilianella sp. (Hagenmüller).
Glessula orthoceras Godwin Austen (Ancey).
Succinea elegans Risso (Baudon).
— *oblonga* Draparnaud (Mac Lellan).
— *ovalis* Gould (Clapp).
— *pfeifferi* Rossmaessler (Sykes).
Limnaea auricularia Draparnaud (Charpentier).
— *glabra* Müller (Beeston).
— *limosa* Linné (Mortimer).
— *palustris* Draparnaud (Sykes).
— *peregra* Müller (*L. ovata*) (Hartmann).
— *stagnalis* Linné (Geoffroy Saint Hilaire).
— *volutata* Gould (Dautzenberg).
Valvata obtusa Schultz (Dautzenberg).
— *piscinalis* Müller (Charpentier).

Amnicola limosa Say (Dautzenberg).
— *taylori* (F. Taylor).
Bythinia orcula Benson (Lucas).
Vivipara vivipara Linné (Taylor).
— *contecta* Millet (Alcock).
— *sp.* (Sykes).
Gillia sp. (Beecher).
Neritina fluviatilis Linné (Laffont).
Littorina littorea Linné (Jeffreys).
— *rudis* Maton (Sykes).
Torinia variegata Lamarck (Fischer).
Pomatias apricum Mousson (Locard).
— *crassilabrum* Dupuy (Fischer).
— *hidalgoi* Crosse (Dautzenberg).
— *letourneuxi* Bourguignat (Dautzenberg).
— *obscurum* Draparnaud (Partiot).
— *patulum* Draparnaud (Philbert).
— *septemspirale* Razoum (Philbert).
Ditropis planorbis Blanford (Sykes).
Acme lineata Draparnaud (Jeffreys).
Diplommatina boettgeri Von Moll. (Ancey).
— *catathymia* Sykes (Sykes).
— *kiiensis* Pilsbry (Ancey).
Cyclostoma elegans Müller (Montcalm).
Purpura lapillus Linné (Jeffreys).
Murex secundus Lamarck (Sykes).
— *trunculus* Linné (Chemnitz).
Fusus sp. (Dautzenberg).
Tritonofusus gracilis Da Costa (Tomlin).
Neptunea antiqua Linné (Jeffreys).
Buccinum undatum Linné (Chemnitz).

Turbinella pirum Linné (Fischer).
— *rapa* Linné (Fischer).
Columbella (Mitrella) scripta Linné (Dautzenberg).
Mitra lutescens Lamarck (Dautzenberg).
Voluta aurantia Lamarck (Dautzenberg).
— *scapha* Gmelin (Sykes).
— *pellis serpentis* Lamarck (Chemnitz) et var. *vespertilio*.
Marginella apicina Menke (Fischer) et var. *conoidalis*.
— *clandestina* Brocchi (Dautzenberg).
— *curta* Sowerby (Fischer).
— *diaphana* Kiener (Tomlin).
— *glabella* Linné (Fischer).
— *guttata* Dillwyn (Dautzenberg).
— *limbata* Lamarck (Fischer).
— *miliaria* Linné (Fischer).
— *mitrella* Risso (Dautzenberg.).
— *nubecula* Lamarck (Fischer).
— *philippii* Monterosato (Dautzenberg).
— *sarda* Kiener (Dautzenberg).
— *zonata* Bruguière (Lucas).
— *sp.* (Sykes).
Olivella oryza Lamarck (Sykes).

Les cas d'inversion « dextre » sont naturellement beaucoup moins nombreux, puisque les espèces sénestres ne sont qu'une minorité parmi les Gastropodes. On peut citer seulement :

Ena quadridens Müller (Moquin-Tandon).
Pupa (Bifidaria) perversa Sterki (Ancey).
Clausilia almissana Küster (Boettger).
— *bidens* Draparnaud (Sykes).
— *bidentata* Ström (Boettger).
— *biplicata* Montagu (Gysser).
— *duboisi* Charpentier (Boettger).

Clausilia laminata Montagu (Dautzenberg).
— *macarana* Rossmaessler (Boettger).
— *nigricans* Pulteney (Moquin-Tandon).
— *plicata* Draparnaud (Moquin-Tandon).
— *plicatula* Draparnaud (Sykes).
— *rugosa* Draparnaud (*C. perversa* Müller) (Moquin-Tandon).
— *stentzi* Rossmaessler (Boettger).
Balea perversa Linné (Moquin-Tandon).
Physa acuta Draparnaud (Horsley).
— *fontinalis* Linné (Williams).
Palaina hyalina Von Moll. (Ancey).

L'examen des deux listes ci-dessus montre que presque toutes les formes (des divers groupes) examinées en nombre suffisant, ont révélé des individus à enroulement inverse. Certains genres, cependant, paraissent manifester le phénomène dans plus d'espèces, proportionnellement, que d'autres : *Marginella*, par exemple, parmi les genres marins.

De même, certaines formes spécifiques présentent des cas d'inversion plus fréquents que d'autres : ainsi *Helix pomatia*, *H. aspersa*, *H. pisana*. Mais, même dans ces espèces à individus inverses moins rares, l'inversion est encore un accident très peu commun ; chez *Helix pomatia*, aux environs de Genève, la proportion serait de six sur 18,000 (1). Chez *Clausilia biplicata*, il y aurait seulement un individu inverse (dextre) sur 150,000, d'après Schmidt (cité par Clessin) ; tandis que pour *Clausilia bidentata*, la proportion serait de un pour 3,000 (2). Et enfin, *Littorina littorea* et *Turbinella pirum* n'ont offert un spécimen sénestre que sur des millions d'exemplaires.

---

(1) Mortillet, *Formation des variétés. Albinisme et gauchissement*. (Bull. Soc. Anthropol. Paris, 1890, p. 578.) — Ailleurs, cette proportion serait moindre encore : un sur 26,000 (sans localité indiquée), d'après Naegele (cité par Ancey).

(2) Boycott, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1915, p. 276.

Au reste, certaines localités seraient plus favorables à l'apparition du phénomène : on a cité La Rochelle pour *Helix aspersa* (Cailliaud) et Vienne pour *H. pomatia* (Rossmaessler) ; et pour les espèces élevées commercialement (*H. pomatia*), on peut arriver à réunir en même temps un certain nombre d'individus inverses (Chemnitz : une fois 10, une autre fois 30 ; Daniel : 20 ; Fischer : 10 ; Lang : une fois 9, une autre fois 16 : Künkel : une fois 10, une fois 13).

γ *Formation et disparition de cloisons dans la coquille.* — 1. Dans un *Helix aspersa* scalariforme, il a été observé la formation de plusieurs cloisons successives, avec rupture de la coquille et perte de la partie au delà de la dernière cloison formée (1).

2. Chez les *Paludina contecta*, il se produit parfois l'ablation des premiers tours de spire, avec formation d'une cloison obturant les tours restant (2).

3. Dans certains *Auriculidae* et *Neritidae*, c'est au contraire la résorption de la columelle et des cloisons séparant les divers tours de spire de la coquille, qui est un phénomène normal ; mais cette résorption est inconstante et variable dans d'autres espèces de ces deux familles : ainsi elle se rencontre parfois chez *Neritina fluviatilis* et chez *Carychium minimum* (3) ; et divers exemplaires de *Auricula (Alexia) myosotis* la présentent également : dans ce cas, le sac viscéral ne constitue naturellement plus des tours de spire distincts, mais une masse unique plus ou moins globuleuse (fig. 10).

(1) Lataste, *Journ. de Conch.*, t. XXIV, p. 242.

(2) Raeymaeckers, *Sur l'ablation des premiers tours de spire chez la* Paludina contecta Millet. (Ann. Soc. Malacol. Belg., 1883, p. cxxxvii.)

(3) Taylor, *Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, p. 29.

b) Ouverture. — 1. Une ouverture double est rencontrée assez souvent dans les *Clausilia*, où elle est nécessitée alors par l'immobilisation de la pièce mobile *(clausilium)*, obturant ainsi la première, en arrière de laquelle une seconde « bouche » coquillière est creusée [1]. Chez d'autres Pulmonés, le fait est plus exceptionnel : on l'a reconnu sur des *Cylindrella* (exemple : *C. raveni*) [2], des *Pupa*, *P. polyodon*, *P. cylindracea* [3], *Holospira cockerelli*, dont un exemplaire a offert cette anomalie [4], et même un *Limnaea auricularia* [5]. Une apparence de deux ouvertures peut résulter ainsi de deux coquilles soudées depuis une date plus ou moins précoce, mais sans qu'il y ait communication intérieure : *Helix aspersa* [6], *Littorina littorea* [7].

2. Bourrelet ou péristome (épaississement périphérique de l'ouverture, marquant la fin de la croissance normale) ; il est parfois suivi d'un second bourrelet semblable; cette réduplication du bourrelet péristomial de la coquille des Gastropodes peut provenir : soit d'une continuation anormale de la croissance, soit d'une réparation intervenue après que le premier péristome eût été brisé.

Des exemples du premier cas se rencontrent dans les genres *Helix* et *Clausilia*, parmi les Pulmonés [8]; un exemple du second, dans le genre *Rissoa* [9].

---

(1) Cette anomalie est connue depuis bien longtemps chez les *Clausilia* : voir I. Geoffroy Saint-Hilaire, *Histoire générale et particulière des anomalies*, t. III, p. 206; elle a été retrouvée dans presque toutes les espèces.

(2) *Journ. of Conch.*, vol. I, p. 140.

(3) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 324.

(4) Spence, *Journ. of Conch.*, vol. XV, 1916, p. 54.

(5) Kew, fide Taylor, *loc. cit.*, vol. I, p. 119.

(6) S. P. Woodward, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. XVI, 2e série, p. 298.

(7) Cooke, *Molluscs*. (Cambridge Natural History, vol. III, p. 251, et fig. 160, p. 252.)

(8) Porro, *Note sur les coquilles univalves à double bourrelet anormal*. (Rev. et Mag. Zool., 1839, p. 226.)

(9) Dautzenberg, *Feuille des jeunes natur.*, t. XXIII, p. 30.

Ce péristome, au lieu d'être continu, peut parfois être interrompu chez l'adulte, par exemple dans *Pupa ringens* (1) ; l'inverse : péristome normalement interrompu, avec ses deux bords réunis, chez *P. polyodon* (2).

3. Canal ou siphon coquillier : ce canal dans lequel s'engage le bord antérieur — plus ou moins allongé — du manteau, peut être parfois double. Chez les *Strombus*, où il est peu profond, on a observé exceptionnellement — dans *S. lentiginosus* — un second sinus siphonal distinct du canal antérieur normal (3). Un individu de *Pleurotoma regularis* (espèce tertiaire) possédait un siphon bifurqué (4) ; cette bifurcation peut être la suite d'une régénération suivant elle-même un traumatisme (par exemple chez *Nassa mutabilis* : voir plus loin, MANTEAU, *d* (siphon) et fig. 278.

Buccinum undatum a montré sur un exemplaire, un nouveau canal siphonal faisant un angle avec l'ancien (5). Et un *Fulgur canaliculatum* avait un canal basal tordu vers un côté (6) ; un *Murex brandaris* a aussi été rencontré, dont le siphon était tordu de façon à avoir son ouverture au côté dorsal (7) ; enfin la même déformation a encore été constatée sur un *Fusus marmoratus* (8).

La « bouche » ou ouverture de la coquille de beaucoup de Gastropodes, et surtout de Pulmonés, peut encore offrir des

---

(1) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. II, p. 363.

(2) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, p. 374.

(3) QUOY et GAIMARD, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe. Mollusques*, pl. L., fig. 3.

(4) LERICHE, *Sur une coquille de* Pleurotoma regularis (ex van Beneden) De Koninck, *pourvue de deux siphons*. (ANN. SOC. GÉOL. NORD, t. XXXIX, 1910, p. 343.)

(5) LEVETT, *Zoologist*, vol. VIII, 3e série, p. 490 ; on remarquera que *normalement* certains *Triforis* forment deux fois le tube calcaire pour le siphon palléal (*T. bitubulatus*).

(6) JOHNSON et PILSBRY, *Nautilus*, vol. IX, p. 25.

(7) DAUTZENBERG, *Variations et cas tératologiques chez le* Murex brandaris. (JOURN. DE CONCH., t. LII, 1904, p. 287, pl. VIII, fig. 4.)

(8) IBID., p. 287.

déformations variées, telles que : réflexion ou étalement du bord, sinuosités, plissements, distorsion et même rétrécissement ou clôture partielle.

c) Taille. — Dans de nombreuses espèces, on observe que la taille peut varier pour un même âge et être différente, notamment entre individus de localités différentes. Chez une même espèce, elle varie pour l'adulte, sans distinction de sexe, du simple à plus du triple ; voici, par exemple, pour des espèces communes, les constatations faites d'après l'examen d'un grand nombre de spécimens : *Cassis testiculus*, de 32 à 84 millimètres ; *Buccinum undatum*, de 50 à 130 millimètres ; *Thais (Purpura) lapillus*, de 18 à 54 millimètres ; *Littorina littorea*, de 17 à 53 millimètres ; *Cypraea arabica*, de 33 à 90 millimètres ; *C. moneta*, de 13 à 38 millimètres ; *Limnaea stagnalis*, de 20 à 68 millimètres ; *Planorbis corneus*, de 17 à 43 millimètres [1]. La différence peut être due parfois à des conditions différentes de température, d'étendue du milieu (voir IVe partie, II, 2 et 7) ; et il peut arriver ainsi qu'il y ait de véritables races locales de taille déterminée, par exemple : *Helix aspersa* de l'île de Ré, n'atteignant que la taille de *H. nemoralis*. Mais il se trouve aussi que, parmi les individus d'une même localité, provenant d'une même ponte, tous n'aient pas au même âge, la même taille moyenne : quelques-uns demeurent plus petits, l'un ou l'autre, exceptionnellement, dépassant cette taille moyenne [2].

d) Épaisseur et poids. — Ces caractères varient au sein d'une même espèce, pour une même taille (ou âge), tant dans des

---

(1) Smith, *Note on* Bursa (Tutufa) rubeta = Triton lampas (Lamarck et auct.). (Journ. of Conch., vol. XIV, 1914, p. 230.)

(2) Exemple : 300 *Limnaea stagnalis* ayant vécu quatre mois dans le même vase, avaient presque tous 3 millimètres de longueur, quelques-uns 2 millimètres, et un seul 22 millimètres. Nourry, *Observations embryogéniques de la* Limnaea stagnalis. (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., 27e session [Nantes], 1899, p. 507.)

formes terrestres qu'aquatiques (fluviatiles ou marines) : chez *Voluta ancilla*, pour la même taille, on a observé des poids divers dont les extrêmes étaient : 172 et 90 grammes (1). Chez certains *Helix*, la différence peut aller du simple à l'octuple (*H. aspersa*) ou même du simple au vingtuple (*H. nemoralis*) (voir IVe partie : facteurs chimiques, 2° composition chimique du sol ou du fond) (2). Et ce ne sont pas seulement les coquilles externes qui offrent de ces exemples de variations en épaisseur, mais également les coquilles internes, comme le cas en a été rencontré pour *Limax arborum*, dont certains individus avaient une coquille anormalement épaisse (3).

e) Couleur. — Comme la forme de la coquille, la couleur en peut aussi varier suivant les localités ; la température, la sécheresse et la lumière en sont parfois la cause (voir IVe partie) ; mais il arrive que, dans la même localité, on observe la variation de la couleur d'un individu à l'autre ; on trouve alors des intermédiaires depuis la couleur moyenne usuelle jusqu'aux variations extrêmes.

Il en est ainsi, par exemple, pour une variation de couleur devenue assez fréquente en ces dernières années à Wimereux, chez *Littorina littorea :* la coquille y est plus ou moins rouge (4). A côté d'individus à coquille rouge unie, il y en a un plus grand nombre montrant des bandes noires plus ou moins marquées, sur un fond rougeâtre inversement moins ou plus étendu.

---

(1) Lahille, *Contribucion al Estudio de las* Volutas argentinas. (Rev. Mus. Plata, t. VI, 1895, p. 23.)

(2) Welch, *Abnormalities in the Shell of* Helix memoralis (Ihris Naturalist, vol. IX, 1900) : coquilles légères et lourdes.

(3) Taylor, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1909, p. 328.

(4) Cette variation a déjà été connue de Jeffreys (*British Conchology*), qui parle de *L. littorea*, « occasionally reddish-orange ». — Dautzenberg et Durouchoux (pour qui elle est rare partout) l'ont dénommée « *sanguinea* » (*Faunule malacologique de Saint-Malo*. [Feuille des jeunes natur., 1900].)

Des variations de ce genre ont paru sans rapport avec le sexe ou avec la couleur de l'animal (observations personnelles).

Les Gastropodes Pulmonés offrent non moins d'exemples de variations de couleur de la coquille, le plus souvent avec passages intermédiaires. *Pupa polyodon*, dont la teinte normale est « corné-fauve », varie de la nuance très pâle jusqu'à être presque noir (1). Lorsqu'un Pulmoné terrestre porte des bandes sombres sur un fond uni, celui-ci peut être de teintes différentes : par exemple, dans *Helix nemoralis*, jaune, rougeâtre ou brun. D'autres fois, c'est la couleur du péristome qui peut varier, indépendamment du reste : parmi les Gastropodes marins, *Ricinula digitata*, à péristome normalement jaune orangé, a présenté un spécimen à péristome blanc (2); dans *Helix nemoralis*, la lèvre péristomiale est brune, rose ou blanche; dans *H. pisana*, elle varie du rose vif au rose clair (3).

La variation de couleur que les conchyliologistes appellent « albinisme », se rencontre chez de très nombreuses espèces; elle est très distincte de l'albinisme de l'animal (voir plus loin : 5°, téguments en général), et les deux « albinismes » sont rarement concordants et simultanés. L'albinisme de la coquille se présente habituellement avec des transitions entre lui et la couleur normale : ainsi, dans un même endroit (Vallanvron, Suisse), on rencontre tous les passages entre *H. lapicida* brun sombre et la même espèce à coquille blanc pur (4) ; la même chose s'observe encore dans bien d'autres espèces (5), ce qui montre que l'albinisme de la coquille n'est pas une variation

---

(1) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 374.

(2) Jousseaume, *Quelques cas tératologiques présentés par des Mollusques*. (Bull. Soc. Zool. France, pour 1882, p. 307, 1882.)

(3) Le péristome rose clair caractérise, d'après Draparnaud, les individus qui ont jeûné ou qui vivent dans des places chaudes et ensoleillées.

(4) Bollinger, *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung*. Bâle, 1909, p. 78.

(5) Locard, *Sur quelques cas d'albinisme et de mélanisme chez les Mollusques terrestres et d'eau douce de la faune française*. (Mém. Soc. Agric. Lyon, 1883, p. 8, 10, 11 et 12.)

brusque. Cette variation se rencontre d'ailleurs bien des fois en nombre; elle semble dans bien des cas en rapport avec la nature du substratum ou avec les conditions météorologiques, plusieurs espèces pouvant en être affectées ensemble au même endroit (voir plus loin : IVe partie).

f) Ornementation. — α. *Épines.* — Le nombre de rangées d'épines est constant dans une même espèce; il est rare de rencontrer des individus avec un nombre de rangées différent : ainsi chez *Murex brandaris*, on a trouvé quelques exemplaires avec trois rangées d'épines au lieu de deux (caractère normal), et même une fois avec quatre rangs (fig. 3), sans intermédiaires entre deux et trois, ou trois et quatre [1].

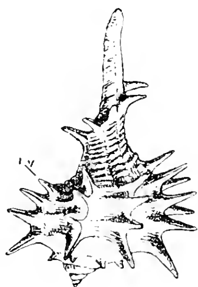


Fig. 3. — *Murex brandaris*, individu unique présentant quatre rangées d'épines, coquille vue dorsalement. IV, épine de la quatrième rangée. — D'après Dautzenberg.

Au contraire, le nombre d'épines par rangée (ou leur distance mutuelle) peut varier fréquemment, avec tous les intermédiaires, tant dans des formes d'eau douce, comme *Io spinosa* [2], que dans les espèces marines, comme *Murex brandaris*; il en est de même dans les coquilles larvaires, comme celle de *Echinospira diaphana* (*Lamellaria*) (épines latérales : de neuf à seize) [3]. La hauteur des épines varie de la même manière dans les espèces qui en sont pourvues, et dans un même individu, certaines épines sont seulement partiellement développées ou ne le sont pas du tout, par exemple chez *Fulgur caricum* [4].

---

(1) Dautzenberg, *Variations et cas tératologiques chez le* Murex brandaris. (Journ. de Conch., t. LII, 1904, pp. 286 et 287.)

(2) Adams, *Variation in* Io. (Proc. Americ. Assoc. Advanc. Sci., vol. XLIX, 1900, pp. 13 et 14.)

(3) Simroth, *Gastropodenlaiche und Gastropodenlarven.* (Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. Valdivia, 1898-1899, p. 387, 1911.)

(4) Grabau, *Studies of Gastropoda.* II. (Amer. Natural., vol. XXXVII, 1903, p. 534.)

β. *Carènes.* — Dans différentes espèces, la présence de carènes est plus ou moins marquée, suivant les individus, avec intermédiaires entre ceux qui sont carénés et ceux qui ne le sont pas; exemples :

Paludina (*Neothauma*) *tanganyicense*, normalement sans carène, présente des exemplaires carénés (1) ; ceux-ci se rencontrent surtout dans le sud du lac, tandis que la forme à tours arrondis est celle du nord, et que la forme intermédiaire se trouve vers le milieu (2) ; diverses autres espèces de *Paludina* montrent des individus lisses et des individus carénés : par exemple *P.* (*Margarya*) *margeriana*, du lac Tali-Fou (Chine du S.-W., relié au Mé-Kong) ; *Paludestrina jenkinsi* présente tous les intermédiaires depuis la forme carénée, en passant par la semi-carénée, jusqu'à la non carénée (3) ;

Iberus gualtierianus, où des individus carénés passent *insensiblement* à la forme à tours arrondis (var. *alonensis*) (4) ;

Helix pisana est parfois caréné chez l'adulte, alors qu'il l'est toujours chez le jeune (5) ; diverses autres espèces du genre *Helix* présentent occasionnellement des exemplaires carénés ; un *Clausilia biplicata* était caréné depuis le sixième tour (6) ; parmi les Gastropodes appartenant à des genres où des carènes ne s'observent pas normalement, offrent parfois des individus isolés à carène très marquée : *Littorina littorea*, *Buccinum undatum*, *Nassa reticulata* (7), *Limnaea stagnalis*, *Physa fontinalis*, etc.

---

(1) Pelseneer, *Notice sur les Mollusques recueillis dans la région du Tanganyka.* Bull. Mus. Hist. nat. Belgique, t. IV, 1886, p. 105, fig. 1.)

(2) Moore, *The Tanganyika Problem.* Londres, 1903, p. 149, et fig. 44*a*, p. 261.

(3) J. W. Jackson, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1915, p. 364.

(4) Boettger, *Die Veränderlichkeit der Schale von* Iberus gualtierianus. (44 Ber. Senkenb. Naturforsch. Gesellsch., 1913, pp. 188 et 189.)

(5) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, pp. 261 et 262.

(6) Clessin, *Ueber Missbildungen der Mollusken und ihrer Gehäuse.* (22 Jahresber. Nat. Hist. Ver. Augsburg, 1873, p. 89.)

(7) Vayssière, *Note sur une monstruosité de* Nassa reticulata. (Journ. de Conch., t. LVIII, 1911, p. 129.)

Par contre, là où la carène est normale, elle peut manquer sur certains spécimens : parmi les *Helix lapicida* (normalement carénés), on rencontre des individus sans carène, et des états plus ou moins intermédiaires ([1]).

γ. *Plis ou dents columellaires.* — Ils peuvent varier pour leur nombre ou encore être absents ou présents dans une même espèce, tant chez des Streptoneures marins que dans des Pulmonés terrestres ; exemples :

Formes marines : *Odostomia excavata*, tantôt pourvu, tantôt privé de plis columellaires ([2]) ; *Nassa picta*, dont la columelle peut être lisse ou bien fortement plissée, avec intermédiaires entre les deux dispositions ([3]) ; *Cassidaria echinophora*, où le nombre des dents columellaires est très variable, comme aussi celui des dents du labre ([4]) ; *Voluta*, dont les diverses espèces ont les plis columellaires en nombre très inconstant : *V. colocynthis*, de un à cinq (avec deux le plus souvent) ; *V. ancilla*, de deux à six (quatre le plus souvent) ; *V. magellanica*, de trois à six (trois étant le nombre le plus fréquent) ([5]) ; le nombre des sillons columellaires varie encore dans diverses espèces des genres *Natica* ([6]), *Buccinum* et *Gibbula* ([7]) ;

Pulmonés terrestres : *Buliminus (Chondrula) tridens*, de deux à cinq dents ([8]) ; *Clausilia bidentata*, dont la plicature de la « bouche » présente une grande variabilité ([9]) ; *Cerion (Strophia)*

([1]) Clessin, *loc. cit.*, p. 89.

([2]) Clark, *A History of the British Testaceous Mollusca*. Londres, 1855, p. 396.

([3]) Marrat, *On the varieties of the shells belonging to the genus* Nassa, Lam. (Proc. Litt. and Philos. Soc. Liverpool, 1880, p. 13.)

([4]) Vinassa de Regny, *Osservazioni sulla variabilità della conchiglia nei Molluschi*. (Mem. Accad. Sci. Istituto Bologna, 5e série, t. X, 1902, p. 198, pl. II, fig. 43-49.)

([5]) Lahille, *Contribucion al Estudio de las* Volutas argentinas (Rev. Mus. Plata, t. VI, 1895, p. 9.)

([6]) Beyrich, *Sitzungsber. Naturf. Fr. Gesellsch. Berlin*, 1883, pp. 3 et 45.

([7]) von Martens, *ibid.*, 1889, p. 8.

([8]) Bollinger, *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung*. Bâle, 1909, p. 96.

([9]) Chaster, *Species and Variation*. (Journ. of Conch., vol. XII, 1907, p. 26.)

glans et d'autres espèces du même genre, possèdent à l'état jeune, des plis en nombre inconstant, au côté basal et pariétal de l'ouverture [1]; le genre *Pupa*, dont les diverses espèces présentent à quelque degré cette variation : *Pupa (Jaminia) muscorum*, avec deux ou trois dents columellaires [2]; *P. (Jaminia) cylindracea* avec deux dents au lieu d'une [3]; *P. polyodon* avec quinze à vingt plis [4]; *P. secale*, où le nombre de dents varie jusqu'à tomber à zéro [5]; *P. (Orcula) dolium*, où il y a de un à quatre plis [6]. — Le genre *Vertigo* montre la même variabilité à ce point de vue que les *Pupa* : *V. moulinsiana*, avec quatre à huit plis à l'ouverture [7]; *V. minutissima*, sans dents en Grande-Bretagne, à nombre variable ailleurs [8]; *V. antivertigo*, où les plis varient de situation et en nombre : de sept à onze [9]; *V. pusilla*, avec six ou sept dents [10]; *Pleurodonte acuto goniasmos*, chez lequel il y a des individus avec deux dents à l'ouverture, d'autres avec une seule dent [11]; *Carychium minimum*, dont la denticulation de la « bouche » est extraordinairement variable [12]. D'autre part,

(1) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln.* (Arch. f. Rassen und Gesellsch.-Biol., Jahrg. IV, 1907, p. 439.)

(2) Mayfield, *Two- and three denticled forms of* Jaminia muscorum. (Journ. of Conch., vol. XII, 1909, p. 317.)

(3) Jolliffe, Jaminia cylindracea Da C., *with two denticles.* (Journ. of Conch., vol. XIV, 1914, p. 236.)

(4) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 374; d'autres espèces dans le même cas sont encore citées aux pages 363, 365, 376, 378 et 383.

(5) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, p. 66, fig. 144.

(6) Bollinger, *loc. cit.*, p. 102 (de 1 à 3); Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 385 (jusqu'à 4).

(7) Tomlin et Bowell, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1908, p. 212.

(8) Taylor, *loc. cit.*, t. I, p. 66.

(9) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 408.

(10) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 410; Bollinger, *loc. cit.*, p. 115.

(11) Brown, *Variation in some jamaïcan species of Pleurodonte.* (Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia, 1911, pp. 146 et 152, pl. XI, fig. 4 et 6.)

(12) Bollinger, *loc. cit.*, p. 132.

une forme normalement sans dents, peut offrir occasionnellement des exemplaires dentés : par exemple *Hyalinia (Conulus) fulva* (1).

5. *Varices, côtes et filets.* — 1. Varices et plis variqueux : certains genres, *Ranella* (parmi les Streptoneures) et *Pythia* (parmi les Pulmonés) possèdent sur la coquille deux varices longitudinales continues, opposées à 180° ; il arrive exceptionnellement, sur certains spécimens, qu'il se forme sur un tour une varice nouvelle avant la croissance d'un demi-tour complet, varice ne concordant pas, dès lors, avec celles des tours précédents; exemple : un individu de *Pythia sp.* de la Nouvelle-Calédonie (2). Quant au nombre des varices ou des plis variqueux, il peut varier d'un spécimen à un autre : chez *Bythinia (Paludinella) gibba*, les plis variqueux existant sur le dernier tour, sont au nombre de 2 à 5, ou bien sont même tout à fait absents (« var. *aplexa* ») (3). Dans *Nassa incrassata*, le nombre des varices varie de 1 à 6, etc.

2. Côtes longitudinales : chez *Nassa reticulata*, les côtes longitudinales sont en nombre variable, suivant les individus (4) : de même dans *N. incrassata*, ce nombre oscille entre 16 et 18 (5). Dans bien d'autres genres, presque toutes les espèces montrent cette variabilité dans le nombre ou dans la saillie des côtes longitudinales : *Scalaria, Trophon, Murex, Strophia (Cerion)*, etc.; exemples : *Scalaria groenlandica*, de 8 à 10 (6) ; *Trophon*

---

(1) Doherty, *Remarks on a dentate variety of* Conulus fulvus. (Journ. of Conch., vol. IV, 1885.)

(2) Jousseaume, *Quelques cas tératologiques présentés par des Mollusques*. (Bull. Soc. Zool. France, année 1882, p. 307, 1882.)

(3) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 521.

(4) Philippi. *Enumeratio Molluscorum Siciliae*, t. I, 1836, p. 220.

(5) Kobelt, *Prodromus Faunae Molluscorum Testaceorum maria europaea inhabitantium*. Nürnberg, 1886, p. 43.

(6) Sars, *Mollusca Regionis arcticae Norvegiae*. Bergen, 1878, p. 194.

declinans, de 15 à 20 (1); *T. clavatus*, de 8 à 10 (2); *Murex erinaceus*, de 7 à 9 (3); *Strophia (Cerion) glans*, et même ses « sous-espèces » locales : *S. glans* sbsp. *varium*, de 17 à 34, et *S. glans* sbsp. *agrestinum*, de 32 à 75, les côtes étant d'autant moins saillantes qu'elles sont plus nombreuses et des intermédiaires menant à l'état lisse : *S. laeve* (4).

Certaines formes de Pulmonés présentent une « variété » à côtes, dans la présence de laquelle on a même cru voir un cas de dimorphisme, par exemple pour *Helix* (*Vallonia*) *pulchella* et sa var. *costata*, et pour *Planorbis nautileus* et sa var. *crista*; le nombre de côtes est alors inconstant, notamment dans *Planorbis crista* : 12 à 14 (5); mais, en réalité, entre la forme lisse et la forme costulée — que l'on rencontre d'ailleurs souvent ensemble — il y a tous les intermédiaires (6).

Inversement, une espèce normalement pourvue de côtes longitudinales saillantes peut offrir des individus ou même une race entièrement lisses : c'est le cas pour *Clausilia bidentata* (7).

3. Quant aux filets spiraux de diverses espèces de *Seguenzia*, leur nombre et leur forme varient d'un individu à l'autre (8).

ε. *Perforations* (dans la coquille des *Haliotis*, etc.).

---

(1) Watson, *Report on the Scaphopoda and Gastropoda*. (Zool. Challenger Exped., part. XLII, 1886, p. 168.)

(2) Sars, *loc. cit.*, p. 249.

(3) Kobelt, *loc. cit.*, p. 2.

(4) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln*. (Loc. cit., 1907, p. 603) : avec tous les intermédiaires depuis les côtes les moins nombreuses jusqu'aux états présentant le plus grand nombre de côtes.

(5) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 440.

(6) Bollinger, *loc. cit.*, respectivement p. 63 (*Helix pulchella*) et p. 151 (*Planorbis nautileus*).

(7) Taylor, *loc. cit.*, vol. I, p. 73.

(8) Dall, *Report on the Mollusca*. (Bull. Mus. Comp. Zool., vol. XVIII, 1889, p. 269.

1. Variation du nombre : elle s'observe parfois avec l'âge dans le même individu, exemple : *H. californica*, de 5 à 9 chez le jeune, 2 ou 3 dans l'adulte [1] ; mais ce nombre varie aussi suivant l'individu du même âge, dans la même espèce : chez *H. tuberculata*, sur des individus « de taille vendable », de 4 à 8 [2].

2. Variation du nombre de rangées de perforations : une *double* rangée a été observée dans *un* spécimen de *H. gigantea* [3].

3. Absence de perforation : cette variation a été observée dans *H. albicans* [4], *H. tuberculata* [5], *H. cracherodii* [6] et *H. californica* [7].

4. Fissure continue : observée chez deux individus de deux espèces différentes [8].

Dans le genre *Siliquaria* (ou *Tenagodes*), toutes les espèces n'ont pas une fissure simple, à bords strictement parallèles ; certaines d'entre elles (par exemple : *S. bernardi*, *S. cumingi*, etc.) ont une fissure « articulée », présentant des élargissements en nombre variable, suivant les individus; enfin, chez d'autres espèces, comme *S. (Agathirses) striatus*, la fissure est remplacée par une série de perforations discontinues, et celles-ci

---

(1) WILLIAMSON, *Amer. Natur.*, vol. XXVIII, 1893, p. 849.

(2) SYKES, *Variation in Mollusca.* (PROC. MALACOL. SOC. LONDON, vol. VI, 1905, p. 267.)

(3) SMITH, *Notice of an Abnormal Growth in a species of* Haliotis. (ANN. MAG. NAT HIST., 6e série, vol. I, 1888, p. 419.)

(4) GRAY, *On a Monstrosity of* Haliotis (albicans ?). (ANN. MAG. NAT. HIST., 2e série, vol. XIX, 1857, p. 349.)

(5) JEFFREYS, *British Conchology*, vol. III, p. 281. — SMITH, *Conchologist*, vol. II, p. 75. — MARQUAND, *Imperforate* Haliotis tuberculata. (JOURN. OF CONCH., vol XI. 1903, p. 48.)

(6) KELSEY, *A peculiar* Haliotis. (NAUTILUS, vol. XVIII, 1904, p. 67.)

(7) WILLIAMSON, *Abalone or* Haliotis *Shells of the Californian Coast.* (AMER.-NATUR., vol. XXVIII, 1893, p. 849.)

(8) GRAY, *On a Monstrosity of* Haliotis (albicans ?). (LOC. CIT., p. 349.)

sont alors également en nombre variable suivant les individus.

Le genre fossile *Trochotoma* offre une disposition analogue, en ce sens que, dans certaines espèces, la fissure présente deux ou trois perforations, suivant les individus [1].

C. **Lamellibranches.** — *a)* FORME. — 1. *Variation de l'indice.* Celui-ci peut varier avec l'âge (ainsi que dans des Gastropodes), par exemple chez les *Pecten*, où le diamètre dorso-ventral devient relativement plus grand [2]. Mais chez les adultes de même taille, cet indice (rapport des hauteur et longueur) varie également ; exemples :

Arca subcrenata, où le rapport de la hauteur à la longueur oscille autour de 81.2/100, en pouvant atteindre 78.8/100 [3].

Pecten opercularis, où le rapport de la longueur à la hauteur varie de 1.067 à 1.039 [4] ; *Pecten irradians*, où l'excès de la longueur sur la hauteur varie de 6^{m}1 à 1^{m}5 pour des exemplaires dont la hauteur moyenne est 58 à 60 millimètres [5].

Cardium edule, où cette variation a déjà été signalée, sans mesures, par Tournouer [6], et où les individus étudiés par Bateson lui ont révélé une variation du rapport de la hauteur à la longueur, allant de 0.58 à 0.84 [7].

---

(1) DESLONGCHAMPS, *Mémoire sur les* Trochotoma (MÉM. SOC. LINN. NORMANDIE, t. VII, 1839, p. 104.)

(2) DAVENPORT, *Quantitative Studies in the Evolution of* Pecten. III. (PROC. AMER. ACAD. ARTS AND SCI., vol. XXXIX, 1903, p. 127.)

(3) MORSE, *A Comparison between ancient and modern Molluscan Fauna of Omori, Japan.* (MEM. SCI. DEPT. UNIV. TOKIO, 1879, p. 4.)

(4) DAVENPORT, *Evolution without mutation.* (JOURN. OF EXPER. MORPHOL., vol. II, 1905, p. 139.)

(5) DAVENPORT, *ibid.*, p. 140.

(6) TOURNOUER, *Sur quelques coquilles marines recueillies par divers explorateurs dans la région des Chotts sahariens.* (COMPTES RENDUS ASS. FRANÇ. AVANC. SCI., session de Paris, 1878, p. 4 [du tiré à part].)

(7) BATESON, *On some Variations of* Cardium edule *apparently correlated to the Conditions of Life.* (PHIL. TRANS. ROY. SOC. LONDON, vol. CLXXX, *B*, 1889, pp. 319 à 328.) — Sur des formes voisines, les Didacnides, il a paru des études avec mesures nombreuses, mais malheureusement inutilisables, parce qu'elles sont publiées en langue russe sans explications dans une autre langue. (OSTROUMOFF, *Statistique des variations des Didacnides caspiens.* Kazan, 1912.)

Tapes pullaster et *T. decussatus*, où le rapport de la hauteur à la longueur varie respectivement de 0.55 à 0.78 et de 0.69 à 0.87 [1].

Chez les Unionidae, cette variabilité dans le rapport des deux diamètres : antéro-postérieur et dorso-ventral, a été signalée par de nombreux auteurs, mais sans mesures particulières jusqu'ici.

2. Une variation en rapport avec celle de l'indice, chez les Lamellibranches à extrémité antérieure anguleuse, est la variation d'angle de cette extrémité (angle de mytilisation, Anthony) : exemple : dans *Dreissensia polymorpha*, où l'angle de l'extrémité antérieure varie de 44° à 58° [2].

3. Renflement ou aplatissement (bilatéral) : là où l'angle ci-dessus varie, cet aplatissement augmente généralement avec l'angle ; on connaît les variations que présente à ce point de vue *Mytilus edulis* [3], ainsi que *Dreissensia polymorpha*, par exemple.

De même chez *Pecten gibbus* (*P. dislocatus* Say), le diamètre transversal (donc l'aplatissement de la coquille) varie, pour la valve droite : jusqu'à 6.61 °/₀, et pour la gauche : jusqu'à 7.498 °/₀ [4].

Dans ces dernières formes, les deux valves sont normalement de diamètre transversal inégal (formes normalement inéquivalves) ; dans les Lamellibranches à deux valves égales, il peut se rencontrer :

---

(1) Anthony, *Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 9e série, t. 1, 1905, pp. 245 et 246.)

(2) Anthony, *loc. cit.*, pp. 242 et 243.

(3) Pelseneer, *La formation de variétés chez la moule comestible*. (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. XXVIII, 1893.) — Anthony, *loc. cit.*, p. 240.

(4) Davenport, *A Comparison of some* Pectens *of the East and West Coasts of the United States*. (Mark Anniversary Volume, 1903, p. 129.)

4. Une variation qui constitue des individus inéquivalves dans des formes normalement équivalves ; exemples :

Cardium edule : un spécimen dans les collections du « British Museum of natural History », et un autre, pris à Southend et décrit en 1914 (1) ;

Mactra stultorum, présentant tout à fait une forme de *Corbula*, la valve gauche étant plus aplatie et moins haute (2) (fig. 4) ;

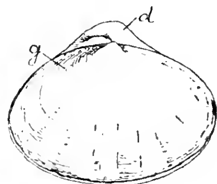


Fig. 4. — *Mactra stultorum*, exemplaire fortement inéquivalve, vu du côté gauche. — D'après Cooper.

Lucina tigerina, trois exemplaires avec une valve plane, au Musée de Bordeaux (3) ;

Amphidesma sp., deux échantillons présentant l'aplatissement complet d'un côté (4) ;

Tapes decussatus, de Marseille, à valve gauche presque plane, la valve droite ayant un développement exagéré, et l'anomalie ayant débuté dès la période embryonnaire de la coquille (5) ; un autre individu pareillement modifié de la même espèce avait déjà été observé, avec la valve gauche aplatie (6) ; ainsi qu'un *Venus verrucosa*, dont la valve plate était aussi la gauche (7). On remarquera que c'est également cette valve gauche qui est aplatie chez *Mactra stultorum* ci-dessus, donc dans les divers Lamellibranches marins asymétriques où le sens de l'asymétrie est indiqué ; et l'on se rappellera en outre que dans les Monomyaires asymétriques (*Pecten* etc.), il en est

---

(1) Marshal, *Additions to British Conchology*. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1914, p. 189.)

(2) Cooper, *Monstrosities of* Tapes pullastra *and* Mactra stultorum. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1914, p. 181.)

(3) Souverbie, fide Jousseaume, *Quelques cas tératologiques présentés par des Mollusques*. (Bull. Soc. Zool. France, pour 1882, p. 306.)

(4) Jousseaume, *loc. cit.*, p. 306.

(5) Artuffel, fide Jousseaume, *loc. cit.*, p. 306.

(6) Cailliaud, *Des monstruosités chez divers Mollusques*. (Ann. Soc. Acad. Nantes, t. XXXI, [1860], p. 2, 1862.)

(7) Ibid., p. 2.

presque toujours de même, ainsi que dans les Isomyaires tels que : *Corbula*, *Mya*, *Sphaenia*, *Chamostrea* et *Lyonsiella*.

Unio tumidus montre souvent une certaine asymétrie, généralement due à ce que la surface médiane antéro-postérieure dorso-ventrale n'est pas plane : cette asymétrie, en forme de distorsion latérale, est parfois fort marquée ([1]).

Unio gibbosus, un spécimen tout à fait asymétrique, dont l'extrémité antérieure du côté droit était déprimée sous la valve gauche et s'élevait beaucoup moins haut dorsalement ([2]).

5. Variation de l'angle formé par les trois points suivants : sommet du crochet, point le plus saillant de l'extrémité postérieure, point le plus saillant de l'extrémité antérieure (angle de « modiolisation », Anthony). Cet angle, qui varie dans les individus d'âge différent, chez de jeunes moules, est également variable entre individus de même taille, chez *Modiola barbata* ([3]).

6. Inversion : il y a chez les Lamellibranches, comme parmi les Gastropodes, de nombreux exemples d'inversion, caractérisés notamment par la présence, au côté gauche, des dents de la charnière du côté droit et réciproquement ; il a été trouvé rarement des *Pecten irradians* adultes couchés sur le côté gauche ([4]) : ces individus étaient certainement inversés, car on sait que la musculature du pied et d'autres caractères encore sont influencés par la station sur l'un ou sur l'autre

---

([1]) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, p. 64, fig. 137, et p. 106, fig. 227.

([2]) Baker, *Some interesting Molluscan Monstrosities*. (Trans. Acad. Sci. St. Louis, vol. XI, 1901, p. 145, pl. XI, fig. 2.)

([3]) Anthony, *loc. cit.*, p. 237.

([4]) Jackson, *Phylogeny of the Pelecypoda ; the Aviculidae and their Allies*. (Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. IV, 1890, pp. 333 et 334.)

côté. D'autre part, des cas individuels bien marqués d'inversion ont été signalés chez :

Unio sinuatus (1) ; divers Unionidae de l'Amérique du Nord ont aussi été rencontrés occasionnellement à l'état inversé (2), notamment *Lampsilis ligamentina* (3), *Unio complanatus, U. rubiginosus, U. canadensis* (4) ; il en est encore de même pour les formes suivantes : *Astarte compressa* (5) ; *A. mutabilis* (6) ; *Lucina childreni* (7) ; *Tellina plicata* (8). A côté de ces espèces présentant des individus inverses exceptionnels, il y a quelques autres Lamellibranches « amphidromes », où une partie des individus est dextre, tandis que l'autre partie est sénestre : c'est le cas pour *Chama pulchella* (9), *Aetheria plumbea* et autres espèces du même genre (10).

b) Taille. — Dans une même espèce, chez les Lamellibranches comme chez les Gastropodes (p. 41), on observe très souvent une différence très sensible de la taille à l'état adulte, surtout entre spécimens de localités différentes plus ou moins éloignées ; c'est là un fait bien connu des conchyliologistes, pour les formes à aire de dispersion étendue (*Tellina solidula*, etc.) ; par exemple la taille de l'adulte peut varier du simple à plus du triple ou même plus du quadruple : chez

---

(1) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 322.

(2) Lea, *Reversed Unio*. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1865, p. 51.)

(3) L. Agassiz, *On abnormal shells*. (Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. VII, 1859, p. 166.)

(4) Beecher, *Abnormal and pathological forms of Freshwater Shells form Albany*. (New York State Mus. 36th Ann. Rep., 1884, p. 52.)

(5) Jeffreys.

(6) Reynell, *On* Astarte mutabilis *with Reversed Hinge Dentition*. (Proc. Malacol. Soc. London, vol. VIII, 1906, pp. 4 et 5.)

(7) Mason, *Journ. of Conch.*, vol. VII, 1894, p. 340.

(8) Fischer, *Journ. de Conch.*, t. XXVIII, p. 234.

(9) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'expédition du Siboga*, 1911, pp. 58 et 96.

(10) Deshayes, *Traité élémentaire de Conchyliologie*, t. II, 1850, p. 324. — Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, 1906, p. 10. — Anthony, *loc. cit.*, p. 366.

Mytilus edulis, de 19 à 92 millimètres; chez *Cardium edule,* de 20 à 65 millimètres ([1]). Il arrive que ces formes de taille différente paraissent nettement séparées, sans intermédiaires; mais quand on étudie toute la série des stations intermédiaires, on arrive à rencontrer, en certains points, des stades de passage.

Ainsi en est-il, par exemple, pour *Mactra (Spisula) solida* et sa forme *M.* « *elliptica* », plus petite, appartenant à une seule et même espèce, mais provenant de stations différentes : en certaines localités, et notamment au « Dogger Bank », toutes les formes intermédiaires se rencontrent ([2]).

Il en est de même dans *Pecten opercularis, P. irradians* : pour chacune de ces espèces, les individus d'une localité intermédiaire, aussi par la taille, entre des individus extrêmes de de taille différente ([3]).

c) Couleur. — Dans les variations de couleur, il ne faut pas tenir compte, bien entendu, des modifications *post mortem.* Abstraction faite de celles-ci, la variation de couleur est constatable dans un très grand nombre d'espèces, et a été signalée chez beaucoup d'entre elles, dont on ne peut songer à donner l'énumération.

Mais dans les cas de variations les plus considérables, on a trouvé des intermédiaires entre les colorations extrêmes; ainsi :

Mesodesma cornea (ou *donacilla*) présente une variabilité excessive de coloration : une soixantaine de types, entre les deux extrêmes desquels se trouve une foule de variétés pour arriver du commencement à la fin d'une même série ([4]).

Dans *Tellina tenuis,* la coloration se modifie de la façon la

---

([1]) Smith, *Note on* Bursa (Tutufa) rubeta (Bolten) = Triton lampas (Lamarck et aust.). (Journ. of Conch., vol. XIV, p. 230.)

([2]) Jeffreys, *British Conchology,* t. III, p. 419.

([3]) Davenport, *Evolution without Mutation.* (Journ. of Exper. Morphology, vol. II, 1905, respectivement pp. 139 et 140.)

([4]) Deshayes, *Traité élémentaire de Conchyliologie.* t. I, 2e partie, 1850, p. 317.

plus insensible, et entre deux variétés si nettement séparées qu'on pourrait croire qu'elles constituent deux espèces différentes, il y a une transition progressive (1).

Les variations de couleur observées sur les *Pecten irradians* de diverses provenances, montrent aussi des intermédiaires dans les individus de localités intermédiaires (2).

d) Ornementation. — Beaucoup d'espèces de *Hinnites* à une certaine taille, deviennent ostréiformes et déformés, après un stade jeune pectiniforme et régulier (3); cette transformation de l'ornementation accompagne le stade de fixation, suivant un stade jeune pectiniforme et régulier. Mais la taille (ou l'âge) de cette fixation varie d'un individu à l'autre, par exemple chez *H. giganteus* (4); en outre, une même espèce peut, dans une partie de son habitat, ne pas se déformer en se fixant, tandis que sa fixation est toujours accompagnée de déformation dans une autre partie de son aire de dispersion : *H. pusio*, déformé dans l'Océan (5) et non dans la Méditerranée.

Certains individus de *Pecten corneus* de l'éocène ont aussi montré, après une phase régulière, lisse et pectiniforme, une partie périphérique plus ou moins écailleuse, à striations rayonnantes irrégulières, apparaissant aussi à une taille variable (6).

Un grand nombre de Lamellibranches présentent des côtes rayonnantes à la surface extérieure de leur coquille. Dans toutes

---

(1) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie)*, 1848, p. 350.

(2) Davenport, *Evolution without Mutation*. (Loc. cit., p. 140.) — Colton, *Results of a statistical study of variation in the blue shells of* Pecten nucleus irradians *found at Atlantic City N. J.* (Nautilus, vol. XXVII, 1914, p. 52.)

(3) Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 945.

(4) Jackson, *Phylogeny of the Pelecypoda; the Aviculidae and their Allies*. (Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. IV, 1891, p. 350.)

(5) Daniel, *Faune malacologique terrestre, fluviatile et marine des environs de Brest (Finistère)*. (Journ. de Conch., t. XXXI, 1884.)

(6) Lefèvre, *Une anomalie observée chez le* Pecten corneus. (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. VIII, pl. IV.)

les espèces qui ont été examinées à ce sujet, il a été constaté que le nombre de ces côtes est inconstant, par exemple dans les genres *Arca*, *Pecten*, *Cardium*, etc., ainsi :

Arca subcrenata en montre de 31 à 33; *A. inflata* de 40 à 43; *A. granosa*, de 23 à 26 (1).

Dans *Pecten irradians* (var. *gibbus*), il y a de 14 à 21 sillons intérieurs (correspondant aux rayons extérieurs), à la valve droite (2); dans *P. ventricosus*, de 17 à 23 (3).

Chez *Cardium edule* (de la côte belge), le nombre des côtes varie de 21 à 29 (4). Des variations analogues existent dans d'autres espèces : *C. magnificum*, et surtout *C. muricatum* (5).

En outre, comme on peut le voir au moins par les tableaux et courbe dressés pour *Pecten irradians*, *P. ventricosus* et pour *Cardium edule*, la variation du nombre de côtes ou rayons se présente avec tous les intermédiaires entre les extrêmes.

Des cas de bifurcations des côtes ou de sillons ont été rencontrés dans certaines espèces de *Cardium* ou de *Pecten*, quant au nombre de stries transversales, dites stries de croissance, que forme chaque année *Cardium edule*, il est en moyenne de 7 ou 8, mais de 5 à 10, et atteint très rarement 12 ou 13 (6), notamment pour *Pecten opercularis* (7) et pour *P. irradians* : et

---

(1) MORSE, *A Comparison between the ancient and modern Molluscan Fauna of Omori, Japan.* (MEM. SCI. DEPART. UNIVERSITY TOKIO, 1879, pp. 3, 4 et 5.)

(2) DAVENPORT. *On the Variation of the Shell of* Pecten irradians Lamarck *from Long Island.* (AMER. NATUR., vol. XXXIV, 1900, p. 867.)

(3) DAVENPORT, *A Comparison of some* Pectens *of the East and the West Coasts of the United States.* (MARK ANNIV. VOL., 1903, p. 128.) Voir encore : DAVENPORT et HUBBARD, *Studies in the evolution of* Pecten. *4. Ray variability in* Pecten varius. (JOURN. EXPER. ZOOL., vol. I, 1905.). — LUTZ, *A study of the variations in the number of groves upon the Shells of* Pecten irradians *(Lam.).* (SCIENCE, série II, vol. XII, p. 373, 1900.)

(4) MASSART in WÉRY, *Sur le littoral belge.* Bruxelles, Lamertin, 1908, p. 105.

(5) BAKER, *Rib Variation in* Cardium. (AMER. NATUR., vol. XXXVII, 1903, p. 41.)

(6) LINDSAY, *On periodicity of Growth in the Shells of Molluscs.* (COMPTE RENDU DU IXe CONGRÈS INTERN. DE ZOOL., 1913, p. 266.)

(7) DAVENPORT, *Quantitative Studies in the Evolution of* Pecten. III. (PROC. AMER. ACAD. ARTS AND SCI., vol. XXXIX, 1903, p. 138.)

alors aussi toutes les gradations ont été reconnues entre un large rayon et deux rayons séparés par un sillon, par exemple chez *P. irradians* (1).

Les épines que portent les coquilles de nombreux Lamellibranches varient dans chaque espèce, suivant les individus, par leur taille et par leur nombre : par exemple chez *Cardium echinatum* (2).

Les saillies du bord de la coquille que présentent de nombreuses espèces, comme celles des genres *Spondylus*, *Chama*, *Meleagrina*, etc., ne montrent aucune régularité dans leur forme, leur taille ou leur nombre; de même, les oreillettes des Pectinidae sont assez variables quant à leurs dimensions relatives, par exemple dans *Pecten opercularis*, où la postérieure est la plus variable (3).

Enfin, beaucoup de Lamellibranches fixés voient leur ornementation modifiée d'après la nature de leur substratum; c'est le cas pour des *Anomia*, *Ostrea*, *Plicatula*, *Placunanomia* *Myochama*, etc. (voir IVe partie : facteurs biologiques).

c) Charnière et ses dents. — Il y a là un caractère d'une importance considérable en classification, non seulement pour les espèces et les espèces et les genres, mais pour les divisions supérieures, tout comme la radula chez les Gastropodes.

Mais, ainsi que cette dernière, elle est sujette à variations; elle peut varier considérablement dans un même genre : il existe des *Lucina* sans dents (*L. edentula*, *L. fragilis*, *L. transversa*, etc.); elle peut varier au sein d'une même espèce :

Taxodonta : *Nucula nucleus*, 10 à 15 dents en avant, 23 à 25

(1) Davenport, *On the Variation of the Shell of* Pecten irradians Lamarck *from Long Island*. (Loc. cit., p. 870.)

(2) B. B. Woodward, *Darwinism and Malacology*. (Proc. Malac. Soc., vol. VIII, 1909, p. 280.)

(3) Davenport, *Quantitative Studies in the Evolution of* Pecten. III. (Loc. cit., p. 136.)

en arrière (¹); *N. tenuis*, 6 à 9 en avant, 14 à 20 en arrière (²); *Leda intermedia*, 12 à 16 de chaque côté (³); *Yoldia limatula*, de 23 à 26 en avant, de 18 à 29 en arrière (⁴); *Arca glacialis*, 7 à 10 en avant, 10 à 14 en arrière (⁵); *Limopsis cristata*, 5 à 8 de chaque côté (⁶); *Mytilus edulis* et ses diverses variétés : 2 à 10 dents sur chaque valve (⁷). La forme typique de la Manche montre 3 dents en moyenne; il est très rare qu'il y en ait

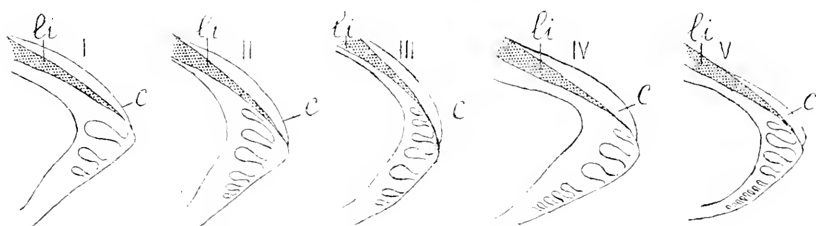


FIG. 5. — *Mytilus edulis*, de la Manche; charnière de la valve gauche, vue intérieure. I, charnière à trois dents; II, charnière à six dents; III, charnière à sept dents; IV, charnière à huit dents; V, charnière à douze dents; *c*, crochets; *li*, ligament. — Original.

moins; mais on en observe assez souvent 4, 5, 6, 7, 8, de plus en plus petites et plus postérieures et ventrales : un individu (jeune) m'en a même montré 12, parmi lesquelles de multiples petites dents postérieures (fig. 5).

Parmi les Lucinidae, *Lucina dentata* a deux dents cardinales

(¹) SARS, *Mollusca Regionis arcticae Norvegiae*, p. 32.

(²) CATTIE, *Les Lamellibranches recueillis dans les courses du « Willem Barents »*. (BYDR. TOT DE DIERK. [*Naturae Artis Magistra*]. Amsterdam, 1884, p. 5.)

(³) KOBELT, *Prodromus Faunae Molluscorum Testaceorum maria europaea inhabitantium*. Nürnberg, 1886, p. 406.

(⁴) CATTIE, *loc. cit.*, p. 10.

(⁵) SARS, *loc. cit.*, p. 44.

(⁶) KOBELT, *loc. cit.*, p. 418.

(⁷) *M. edulis* : de trois à dix dents (KOBELT, *loc. cit.*, p. 421); *M. pellucidus* : deux ou trois; *M. edulis* : jusque huit (CATTIE, *loc. cit.*, p. 5, fig.); *M.* « *galloprovincialis* » : deux à huit, de grandeur variable (LIST, *Die Mytiliden*, Fauna und Flora Golf. Neapel, 1902, 27ᵉ monogr., p. 21, pl. IV, fig. 5 à 8).

inégales et *souvent* irrégulières [1]; *Ungulina rubra* possède quelquefois le rudiment étroit d'une seconde dent sur la valve gauche [2].

Chez *Turtonia minuta*, il y a, à chaque valve, une ou deux dents cardinales, souvent bifides [3].

La variabilité de la charnière est particulièrement bien marquée dans les Cycladidae : les dents cardinales de *Pisidium henslowanum* sont quelquefois accolées et comme agglomérées [4]; celles de *P. cazertanum* sont quelquefois irrégulièrement opposées [5]; celles de *Cyclas cornea* sont quelquefois rapprochées et même soudées [6]; tandis que chez *C. lacustris*, la dent cardinale postérieure est nulle *ou* rudimentaire, et que chez *C. ryckholti*, cette dent est ordinairement nulle [7]. Les dents cardinales et latérales sont variables chez *Cyclas rivicola* également : dans un individu anormal, il y avait une dent latérale postérieure supplémentaire à droite, et une dent latérale antérieure et une dent latérale postérieure supplémentaire à gauche [8]. Il a été rencontré chez *Cyclas (Sphaerium) striata*, 10 % d'anomalies au sujet de la charnière, et jusqu'à 16 % chez *C. similis*, anomalies pouvant consister dans les dispositions suivantes : dents latérales antérieures, une droite pour deux gauches, au lieu de l'inverse ; dents cardinales, deux droites pour une gauche, au lieu de l'inverse; dents latérales postérieures, une droite pour deux gauches, au lieu de l'inverse [9].

---

(1) Deshayes, *Traité élémentaire de Conchyliologie*, t. II, p. 797.

(2) Ibid., p. 809.

(3) Clark, *A History of the british marine testaceous Mollusca*, p. 97.

(4) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. II, p. 582.

(5) Ibid., p. 585.

(6) Ibid., p. 592.

(7) Ibid., respectivement pp. 595 et 596.

(8) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, t. I, p. 47.

(9) Walker, *On certain Abnormal Sphaeria*. (Nautilus, vol. IX, 1896, p. 135.)

Chez les Najades, on a reconnu que les charnières sont aussi très sujettes à varier : la dent postérieure gauche de *Unio pictorum* peut être très peu développée ou rudimentaire ([1]) ; la chose paraît spéciale aux spécimens des lacs, tandis que cette dent est au contraire très bien développée (plus que l'antérieure) dans les individus des fleuves ([2]). Un exemplaire de *Unio pressus* avait à la valve droite les dents tout à fait rudimentaires, et à gauche une seule dent élevée, continue, sinueuse antérieurement, représentant les dents cardinales ([3]). À la valve droite d'un *U. gibbosus*, il y avait deux dents ou lames latérales s'étendant un peu en arrière des dents cardinales et lames normales, tandis que la valve gauche était normale au point de vue de la charnière ([4]). Un *Spatha* à valve droite débordant la gauche avait une charnière anormale ([5]).

Les cas de variation dans la charnière sont d'ailleurs fréquents chez divers Unionidae. Ainsi *Lampsilis ligamentina* présente assez souvent une troisième dent pseudocardinale, à droite, en arrière ([6]). *Lampsilis ventricosa* et *L. luteolus* sont dans le même cas ; et le premier peut même présenter une dent pseudolatérale à gauche ; ces anomalies sont rares, par contre, dans les *Symphinota* et les *Alasmodonta* ([7]). *Unio heterodon* peut

---

([1]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 577.

([2]) Sell, *Biologische Beobachtungen an Najaden.* (Arch. für Hydrobiol. und Planktonkunde, Bd III, 1907, p. 187 [confirmant d'anciennes observations de Jordan, *Jahrb. deutsch. Malak. Gesellsch.*, 1869])

([3]) Beecher, *Some abnormal and pathological Forms of Fresh-Water Shells.* (36th Rep. New-York State Mus. Nat. Hist., 1884, p. 54.)

([4]) Baker, *Some interesting Molluscan Monstrosities.* (Trans. Acad. Sci. St. Louis, vol. XI, 1901, p. 145.)

([5]) Jickeli, *Nachrichtsbl. deutsch. Malakoz. Gesellsch.*, Bd V, 1873, p. 69.

([6]) Geiser, *Frequent Occurrence of a Third Pseudocardinal in the Right Valve of Certain species of* Lampsilis. (Amer. Midland Naturalist, vol. II, 1911, p. 2, fig. 2.)

([7]) Geiser, *Unionidae with abnormal Teeth.* (Amer. Midland Natural., vol. IV, 1915, p. 281.)

être très variable au point de vue de la charnière, la dent latérale de chaque valve étant simple, double ou triple ([1]).

Dans la famille des Veneridae, les cas de variation de la charnière sont encore assez nombreux : notamment chez divers *Tapes*, où une dent est souvent avortée ou manquante ([2]) ; les trois dents de chaque valve de *Tapes decussatus* sont le plus souvent bifides ([3]) : la dent antérieure gauche et la dent postérieure droite de *Tapes pullaster* sont le plus souvent les plus petites ([4]). Un exemplaire de *Venus macrodon* avait seulement une dent au lieu de trois, sur chaque valve ([5]). La dent postérieure de la charnière de *Dosinia exoleta* est presque toujours bifide dans toute sa longueur ([6]).

La valve droite de *Chama calcarata*, de *C. gryphoïdes* et de *C. gryphina* présente quelquefois une dent dorsale divisée en deux, et parfois, dans *Chama lazarus*, un rudiment de dents latérales ([7]) ; à la valve gauche, des dents latérales postérieures sont parfois présentes dans *C. gryphoïdes*, *C. gryphina*, *C. papyracea*, etc. ([8]).

Pour les charnières inversées (auxquelles il faut peut-être

([1]) Lea, *Description of a New Genus of Naiades.* (Trans. Amer. Phil. Soc., vol. III, 1829, p. 428.) — D'autres exemples sont encore indiqués dans Simpson, *Synopsis of the Naiades or Pearly Fresh-Water Mussels.* (Proc. U. S. Nat. Museum, vol. XXII, 1900.)

([2]) Sykes, *Variation in recent Mollusca.* (Proc. Malacol. Soc., vol. VI, 1905, p. 268.) — Je dois faire remarquer toutefois, que dans *T. pullaster* au moins, il semble qu'il y a parfois moins de trois dents à l'une ou à l'autre valve ; mais même dans des exemplaires bivalves très frais, cela provient d'ordinaire de la cassure très nette à la base, d'une ou plusieurs dents cardinales.

([3]) Kobelt, *Prodromus Faunae Molluscorum Testaceorum maria europaea inhabitantium,* p. 354.

([4]) Ibid., p. 355.

([5]) Sykes, *loc. cit.*, p. 268.

([6]) Deshayes, *Traité élémentaire de Conchyliologie,* t. I, p. 614.

([7]) Bernard, *Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches.* Bull. Soc. Géol. France, 3e série, 1905, t. XXIII, p. 140.)

([8]) Ibid., p. 140.

rapporter les *Cyclas striata* et *C. similis* ci-dessus), voir plus haut : inversion (forme, 6, p. 54).

f) Bords de la coquille. — Des modifications assez sensibles dans la conformation du bord de la coquille peuvent se présenter dans bien des espèces; par exemple, le bord, normalement continu et entier, peut offrir une sinuosité due à un sillon sur une valve et une saillie sur l'autre, comme dans un *Mactra stultorum* (1), un *Mytilus edulis*, etc.; des variations plus ou moins analogues (sillon au bord de la coquille s'étendant sur une partie plus ou moins grande de la surface de la coquille) ont été rencontrées encore dans d'autres genres : *Pecten* (2), *Anodonta* (3), *Pisidium* (4), etc. Beaucoup de ces anomalies sont dues probablement à des régénérations après traumatismes, comme pour des échancrures de même aspect constatées parfois au bord de l'ouverture dans divers Gastropodes (*Limnaea*, etc.); il en est vraisemblablement de même pour une saillie anormale (excroissance fungiforme) observée au bord de la coquille d'un *Mactra* (5), ainsi que pour certaines autres monstruosités signalées dans les coquilles de Lamellibranches (6). Lorsqu'un obstacle quelconque, ou l'impuissance des adducteurs, ne permet pas l'occlusion complète des valves, il se produit alors, dans la croissance, un brusque coude au bord de chacune d'elles.

---

(1) Observation personnelle.

(2) Comme *P. irradians* : Davenport, *On the variation of the Shell of* Pecten irradians Lamarck. (Loc. cit., p. 871, et fig. 1, *d*, p. 246.)

(3) Comme *A. cygnaea* : Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British-Isles*, vol. 1, p. 103, fig. 216. — Wallis, *Curiously distorted* Anodonta cygnaea. (Journ. of Conch., vol. XIII, 1910, p. 97.)

(4) Comme *Pisidium cazertanum*, dont des individus présentant une échancrure ou sinuosité du bord ventral, ont été décrits comme une forme spécifique différente, sous le nom de *P. sinuatum* (voir Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 586).

(5) Leidy, *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 1879, p. 198.

(6) Comme, par exemple, pour certaines de celles mentionnées par Borissiak, *Tératologie dans les coquilles de Lamellibranches*. (Bull. Acad. Sci. Saint-Pétersbourg, vol. XX, 1904, p. 135, figures.)

et la croissance a lieu sans guère augmenter le diamètre, mais en augmentant la ventricosité ou l'épaisseur de la coquille; pareille anomalie a été signalée dans plusieurs *Pecten (P. varius, P. flexuosus* ou *polymorphus)*, dans l'*Ungulina* du Sénégal, *Cardium edule* et *Mytilus edulis* (¹).

Le bâillement des bords, à la partie postérieure, a été rencontré dans *Mytilus edulis* (²).

La réduplication du bord des valves est une autre variation rencontrée dans divers groupes : postérieurement sur les deux valves, chez *Mytilus edulis* (fig. 6) (³); postérieurement sur les deux valves dans *Unio tumidus*, où il y avait triplication (⁴); dans *Cardium* (probablement *edule*) (⁵), *Cardium echinatum*, *Dreissensia polymorpha* et *Anodonta ponderosa* (⁶).

g) Direction des crochets. — Dans une même espèce de *Ostrea*, le crochet (sommet des valves) est contourné en avant ou en arrière (⁷).

h) Pièces accessoires. — La pièce dorsale postérieure (métaplaxe) de *Pholas dactylus* est « irrégulière », de forme même un peu variable, suivant les individus (⁸); en effet, elle est toujours asymétrique, tantôt plus longue à gauche, tantôt à droite; les pièces antérieures paires (protoplaxes) sont susceptibles de

---

(¹) Cailliaud, *Des monstruosités chez divers Mollusques*. (Ann. Soc. Acad. Nantes, t. XXXI [1860], p. 3, 1862.)

(²) Vayssière, *Journ. de Conch.*, t. XXXIX, p. 213.

(³) Moynier de Villepoix, *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques*. (Journ. de l'Anat. et Physiol., t. XXVIII, 1892, pl. II, fig. 52.)

(⁴) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, t. I, p. 62, fig. 135.

(⁵) Sykes, *Variation in recent Mollusca*. (Loc. cit., p. 267.)

(⁶) Moynier de Villepoix, *loc. cit.*, p. 125.

(⁷) Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 925.

(⁸) Blanchard, *L'organisation du Règne animal*. I. *Lamellibranches*. Paris, 1851, p. 13.

varier également, comme on peut s'en assurer en comparant les figures des divers auteurs (Deshayes, Blanchard, Woodward, etc.). Les deux pièces rudimentaires de *Pholas crispata* sont aussi de forme inconstante. Quant à la pièce dorsale supplémentaire unique de *Pholas (Barnea) candida*, elle est souvent

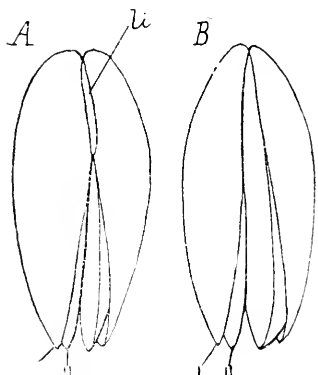


Fig. 6. — *Mytilus edulis*, coquille vue : A, par la face dorsale; B, par la face ventrale, et présentant une reduplication du bord postérieur (I et II). — D'après Moynier de Villepoix.

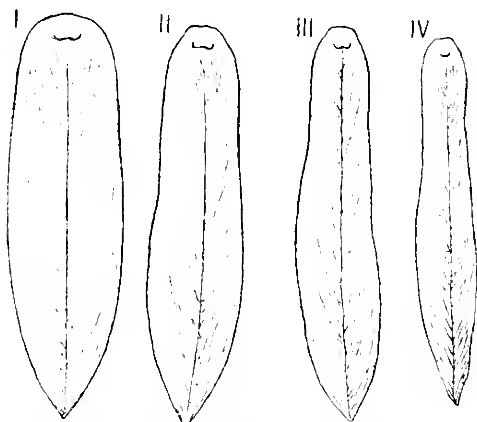


Fig. 6 bis. — *Pholas candida*, pièce coquillière dorsale supplémentaire de divers individus, vue dorsale, × 3. I, spécimen normal symétrique; II, spécimen asymétrique, plus étroit; III, spécimen asymétrique, encore plus étroit; IV, spécimen exceptionnellement étroit. — Original.

irrégulière et asymétrique (dans plus de la moitié des exemplaires); la largeur comparée à la longueur est fort variable : deux fois, j'ai même trouvé cette pièce particulièrement étroite (fig. 6 bis), l'indice devenant $^6/_1$ au lieu de $^7/_2$; cependant, en examinant un grand nombre de spécimens, on rencontre tous les intermédiaires (observations personnelles).

L'osselet calcaire de la charnière (lithodesme) de *Lyonsia norvegica* est de forme tantôt triangulaire, tantôt quadrangulaire [1].

---

(1) Deshayes, *Traité élémentaire de Conchyliologie*, t. I, p. 210.

D. **Céphalopodes.** — Des variations notables s'observent dans la coquille de *Nautilus pompilius*, particulièrement au point de vue de l'ombilic : il a même été rencontré des spécimens avec l'ombilic perforé (1) ; d'autre part, il a été signalé plusieurs fois des individus présentant d'un côté la région ombilicale du type *N. pompilius*, et, de l'autre, la région ombilicale de la variété *stenomphalus* (2). Il a été rencontré aussi un *Nautilus pompilius* dont la coquille présentait, extérieurement, sur tout son pourtour, un sillon profond, un peu à gauche du plan médian (3).

La coquille interne des Dibranches est aussi soumise à des variations individuelles plus ou moins marquées (en outre des différences sexuelles) : ainsi des variations de forme et de proportions (indice) ont été observées dans la coquille « gladius » de *Loligo media* (4). Chez *Sepia officinalis*, la longueur relative des aires lisse et striée, au côté ventral de l'osselet calcaire ou « sepion », a servi à établir de « nouvelles espèces » (*S. fillouxi* Lafont et *S. fischeri* Lafont, respectivement à aire striée beaucoup plus longue et un peu plus longue que l'aire lisse) aux dépens de l'ancienne forme linnéenne, dont l'aire striée serait plus courte. Or ce caractère est tellement variable, avec tous les intermédiaires, qu'on ne peut à son sujet établir des distinctions spécifiques (5).

La coquille de *Cirroteuthis mülleri* peut être plus ou moins

---

(1) WILLEY, *Zoological observations in the South Pacific.* (QUART. JOURN. MICR. SCI., vol. XXXIX, 1896, p. 228, pl. XIII, fig. 9.)

(2) WILLEY, *loc. cit.*, p. 228. — SYKES, *Variation in recent Mollusca.* (LOC. CIT., p. 253.)

(3) WILLEY, *Contribution to the Natural History of the Pearly* Nautilus. (WILLEY'S ZOOL. RES., Part VI, 1902, p. 812, fig. 15.) — D'autres malformations ont encore été relevées, notamment par SMITH, *Note on an aberrant specimen of* Nautilus pompilius. (PROC. MALACOL. SOC. LONDON, vol. IX, 1910, p. 4.)

(4) COOPER, *Journ. of Conch.*, vol. XIII, 1910, p. 25.

(5) JATTA, *I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli.* (FAUNA UND FLORA GOLF. NEAPEL, monogr. XXIII, 1896, p. 154.)

large relativement à sa longueur (variation d'indice) et, en outre, ses saillies postérieures peuvent être plus ou moins allongées ([1]).

Quant à la coquille externe (non homologue à celle des autres Céphalopodes) de *Argonauta* femelle, elle a présenté sur un spécimen, une double sinuation au côté gauche ([2]) ; et un exemplaire de *A. gondola* de Luçon, au lieu d'être enroulé comme normalement, offrait la forme d'un cône droit (fig. 7) : ces dispositions sont évidemment dues à une conformation anormale des bras palmés qui sécrètent cette coquille.

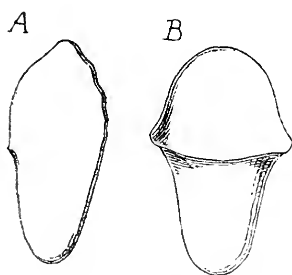


FIG. 7. — *Argonauta gondola*, femelle, coquille non enroulée; A, vue du côté droit: B, vue ventralement. — Original (d'après un croquis fait au *British Museum* en 1885).

Des variations et anomalies ont été à diverses reprises constatées sur des coquilles de Céphalopodes fossiles. Pour des raisons indiquées plus haut (p. 14), ces formes à organisation inconnue ou très peu connue sont laissées de côté; mais pour le lecteur que ce sujet intéresse, quelques indications bibliographiques sont données en note ([3]).

([1]) Ainsi qu'il ressort de la comparaison des figures de REINHARDT et PROSCH. *Sciadephorus mülleri.* (VIDENSK. SELSK. AFHANDL. Copenhague, vol. XII, 1846, pl. III, fig. 1.) — APPELLÖF, *Ueber das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden.* (BERGENS MUS. AARBOG, 1898, nº XII, pl. I, fig. 6.)

([2]) *Proc. Malacol. Soc. London*, vol. V, 1904, p. 310.

([3]) HAUER, *Ueber einige unsymmetrischen Ammoniten aus der Hierlatzschichten.* (SITZUNGSBER. K. AKAD. DER WISS. WIEN, Bd XIII, 1854, p. 401.) — FRAAS, *Abnormitäten bei Ammoniten.* (WÜRTTEMB. NATURW. JAHRESH., Bd XIX, 1863, p. 111.) — DEWITZ, *Doppelkämmerung bei silurischen Cephalopoden.* (ZEITSCHR. GESAM. NATURWISS., 1878, p. 295.) — POMPECKJ, *Ueber Ammonoiden mit « anormaler Wohnkamer »*, (JAHRESH. VER. VAT. NATURK. WÜRTTEMBERG, 50 Jahrg., p. 220, 1894.) — STAFF, *Cas d'asymétrie de siphon chez une Ammonite*, 1909. — LOESCH, *Eine fossile pathologische Nautilus Schale.* (NEUES JAHRB. MIN. UND PAL., 1912.) — DANFORD, *A deformed Belemnite.* (NATURALIST, 1907.)

2. — MANTEAU.

A. **Amphineures**. — *a*) Faisceaux de spicules. — Le bord du manteau présente dans certains genres des pores renfermant des faisceaux de spicules : de chaque côté, un à chaque intersegmentum et une ou plusieurs paires autour des plaques terminales. Le nombre en est cependant parfois variable dans une même espèce ; ainsi chez :

Cryptoplax longicymba, où le nombre 18 n'est pas constant, non plus que la disposition symétrique : il peut y en avoir 19 ou davantage (fig. 8) (1) ; dans une autre espèce, dont le nom n'est pas rapporté, il y avait 14 ou 16 pores, au lieu de 18 (2).

Le nombre est encore variable dans *Hemiarthrum setulosum*, où, outre un faisceau de chaque côté entre deux valves successives (soit 7 paires), il y en a 3 ou 4 paires devant la valve antérieure, parfois avec absence de symétrie : 5, 6, 7 ou 8 faisceaux, sans que le nombre soit en rapport avec la taille (le nombre 8 a été observé sur un petit spécimen, le nombre 5 ou 6 chez de grands) (observations personnelles) (fig. 9).

Le nombre de spicules dans chaque faisceau varie aussi dans les diverses espèces : par exemple chez *Acanthochiton fascicularis*, de 12 à 15 (3).

b) Extension du manteau sur la coquille. — Dans *Cryptoconchus (Acanthochiton) porosus*, on trouve des individus où les valves ne paraissent pas du tout ; mais le plus souvent on voit sept écussons linéaires ou quadrilatères séparés (4).

---

(1) Nierstrasz, *Die Chitonen der Siboga-Expedition*. (Résultats, etc., du Siboga, t. XLVIII, 1905, p. 73, fig. 154, 155, 156.

(2) Voyage de Krusenstern, fide Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*, t. III, p. 373.

(3) Clark, *A History of the british marine testaceous Mollusca*, p. 248.

(4) Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*, t. III, p. 406.

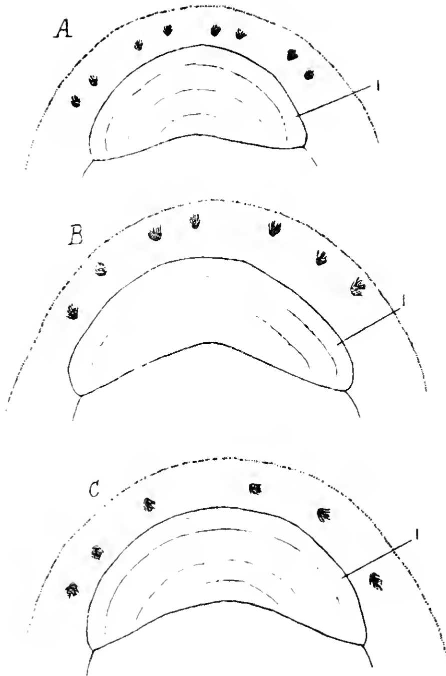


Fig. 9. — *Hemiarthrum setulosum,* vue dorsale de la partie antérieure : A, avec quatre paires de faisceaux ; B, avec trois paires et demie ; et C, avec trois paires de faisceaux de spicules. I, valve antérieure. — Original.

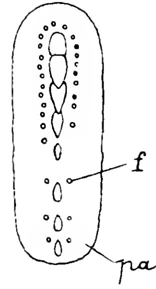


Fig. 8. — *Cryptoplax longicymba,* individu présentant l'asymétrie des faisceaux palléaux de spicules, vu dorsalement : *f*, faisceau ; *pa*, manteau. — D'après Nierstrasz.

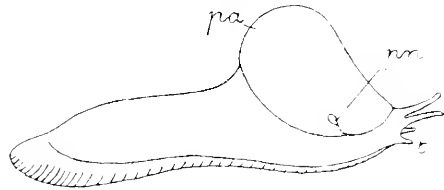


Fig. 11. — *Arion simrothi,* individu avec manteau en forme de bosse saillante, vu côté droit : *pa*, manteau ; *pn*, pneumosto[me] ; *t'*, *t''*, tentacules antérieur et postérieur. — D'après Simroth.

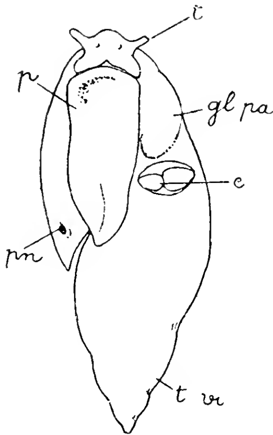


Fig. 10. — *Auricula (Alexia) myosotis,* avec les tours du tortillon viscéral soudés entre eux ; vue ventrale : *c*, cœur ; *gl. pa*, glande palléale ; *p*, pied ; pneumostome ; *t*, tentacule postérieur ; *t. vi*, tortillon viscéral. — D'après Pelseneer.

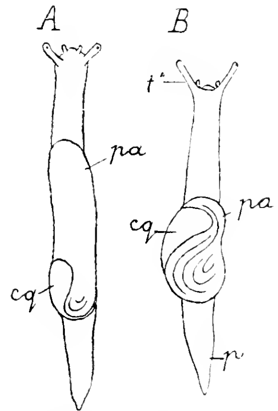


Fig. 12. — *Vitrina elongata,* A, avec et, B, « demi-cuirasse » ou lobe palléal antérieur dorsale : *cq*, coquille ; *p*, pied : *pa*, man[teau] ; *t''*, tentacule postérieur. — D'après Eckar[dt]

c) PROTUBÉRANCES PALLÉALES. — Chez *Cryptoplax larvaeformis*, il y a de chaque côté, à l'intérieur du manteau, deux *ou* trois protubérances d'épithélium élevé ([1]).

B. **Gastropodes.** — *a*) VARIATION DE FORME. — Beaucoup d'individus de *Auricula myosotis* ont le « tortillon viscéral » à tours soudés et non séparés (concurremment avec la disparition des cloisons de la coquille) : le manteau y a ainsi repris une forme et une surface coniques simples (fig. 10) ; dans la plupart des *Auriculidae*, on rencontre aussi presque toujours cette résorption des cloisons intérieures.

Un *Arion simrothi* a présenté le manteau (avec son contenu viscéral) en forme de bosse anormale (fig. 11) ([2]).

b) EXTENSION. — Chez *Vitrina*, le bord du manteau s'étend loin en avant sur la région nuchale (comme dans des Pulmonés nus, tels que *Daudebardia*, etc.) presque jusqu'aux tentacules ; deux exemplaires de *Vitrina elongata* ont été trouvés sans cette partie antérieure ou « demi-cuirasse » sur la nuque (fig. 12) ([3]).

c) BORD DU MANTEAU. — Dans divers genres, ce bord présente des saillies festonnées ou des digitations en certains points ou sur tout son pourtour; ces digitations, chez plusieurs espèces, sont variables quant à la forme, au nombre, etc., par exemple dans les *Physa* proprement dits.

DIGITATIONS DU BORD DU MANTEAU CHEZ LES *Physa*. — Les Gastropodes du genre *Physa* proprement dit (à l'exclusion des *Aplexa*, comme *Physa hypnorum*) ont le bord du manteau

---

(1) WETTSTEIN, *Zur Anatomie von* Cryptoplax larvaeformis *Burrow*. (JEN. ZEITSCHR. NATURW., Bd XXXVIII, 1893.)

(2) SIMROTH, *Ueber zwei seltene Missbildungen an Nacktschnecken*. (ZEITSCHR. F. WISS. ZOOL., Bd LXXXII, 1905, pl. XXIX, fig. 8, 9 et 10.)

(3) ECKARDT, *Beiträge zur Kenntniss der einheimischen Vitrinen*. (JEN. ZEITSCHR., Bd LI, 1914, p. 227.)

largement rabattu sur la coquille et divisé en digitations ou languettes. Celles-ci, recouvrant les bords et la spire — extrêmement fragiles — de la coquille, contribuent à la protéger. Elles ont aussi été considérées récemment comme des branchies (1) ; mais le fait qu'elles sont charnues, assez peu vascularisées et étroitement appliquées sur la coquille, — au lieu de flotter librement dans le milieu liquide, — montre bien qu'elles n'exercent pas de fonction respiratoire particulière.

Les anciennes indications relatives à ces digitations, à leur forme et surtout à leur nombre, sont assez discordantes. Ainsi, pour ne parler que de l'espèce la plus commune en Europe, *Physa fontinalis*, STURM la représente avec 6 digitations à droite et 4 à gauche (2) ; MOQUIN-TANDON en indique 9 à droite et 6 à gauche (3) ; FORBES et HANLEY paraissent être les premiers à soupçonner une variabilité éventuelle de ces petits organes, en disant que leur nombre du côté droit (columellaire) est plus grand qu'à gauche, et « usuellement » cinq (4) ; REEVE en indique 5 à gauche et 6 à droite (5) ; LACAZE-DUTHIERS représente 8 digitations au côté droit et 5 à gauche (6) ; enfin, TAYLOR figure 8 de ces saillies au côté droit (7).

En réalité, le nombre de ces appendices palléaux est très variable, comme chacun peut s'en assurer, en examinant quelques douzaines d'individus.

---

(1) SIMROTH, *Mollusca* (BRONN'S TIER-REICH. Band III), 3 Abteilung, *Pulmonata*, 1912, p. 453, fig. E, *h*.

(2) STURM, *Deutschland Fauna*, vol. VI, 1823, fig. C et fig. D, respectivement.

(3) MOQUIN-TANDON, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. II, 1855, p. 451.

(4) FORBES and HANLEY, *History of the British Mollusca and their Shells*, vol. IV, 1855, p. 143.

(5) REEVE, *British Land and Freshwater Molluscs*, 1863, figure p. 149.

(6) DE LACAZE-DUTHIERS, *Du système nerveux des Mollusques Gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation*. ARCH. ZOOL. EXPÉR., 1re série, t. I, 1871, pl. XIX, fig. 1.)

(7) TAYLOR, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, 1894, p. 202, fig. 399.

a) **Physa gyrina**. — Baker a étudié le premier, dans un travail spécial fait à ce point de vue ([1]), la variabilité du nombre des digitations palléales de *Physa*. Il a même exprimé l'avis qu'il y a un rapport entre cette variabilité et la variabilité des coquilles chez les différentes espèces; mais l'espèce où il y aurait le moins de variabilité à ce double point de vue n'a été observée qu'en petit nombre : 60 exemplaires. Au reste, une seule espèce, *P. gyrina*, a été examinée par lui en quantité (et encore, seulement 250 individus et en spécimens de toute taille). Baker a donné de nombreuses figures, dont quelques-unes sont reproduites ici (fig. 13).

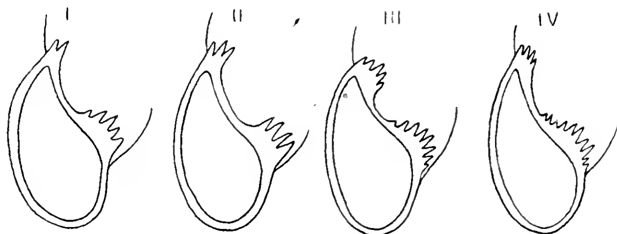


Fig. 13. – *Physa gyrina*, conformation variable du bord du manteau, vue ventrale. — D'après Baker.

D'après la table qu'il a dressée, il y a le plus souvent 4 digitations à gauche — où le nombre varie de 2 à 5 — et le plus souvent 6 à droite, où le nombre varie de 4 à 10. Mais, dans les nombres de droite, 9 n'est pas représenté, et 7 se trouve moins fréquent que 8 et 6. Il est vraisemblable que si au lieu de 250 individus, une quantité plus grande d'exemplaires avaient été étudiés, la variation se serait révélée parfaitement continue avec le nombre 9 présent aussi bien que 10, et avec, pour 7, une fréquence intermédiaire entre 6 et 8.

Il y avait donc avantage à reprendre ces recherches sur une espèce commune; c'est ce que j'ai fait sur *P. fontinalis* : elle a

---

([1]) Baker, *The digitations of the mantle in* Physa. (Bull. Chicago Acad. of Sci., vol. II, 1901, p. 225, pl. I et II.)

manifesté une variabilité au moins aussi grande, non seulement dans le nombre des digitations, mais dans leur forme, etc.

b) **Physa fontinalis**. — Mille et quelques centaines d'individus ont été étudiés; les statistiques portent sur mille individus adultes bien portants; tous proviennent des mêmes fossés vers le sud-ouest de Gand.

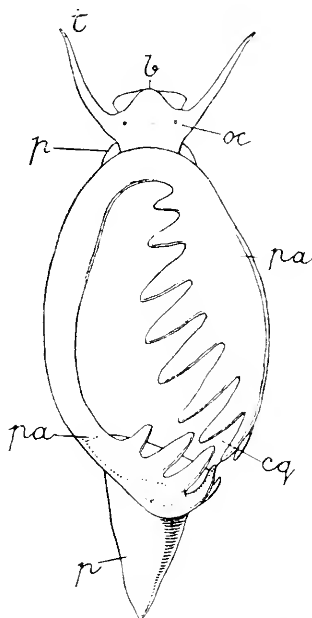


Fig. 14. — *Physa fontinalis* adulte, montrant la disposition habituelle des digitations palléales rabattues sur la coquille, vue dorsale : *b*, bouche; *cq*, coquille; *oc*, œil droit; *p*, pied; *pa*, manteau avec neuf digitations à droite et cinq à gauche; *t*, tentacule gauche. — Original.

Les figures publiées jusqu'ici donnent une idée imparfaite et peu satisfaisante de ces organes ou de leur forme sur l'animal vivant en état d'extension : il en est ainsi surtout de la figure de Reeve, de celle d'Adams (1), où, à gauche, il y a des digitations tout le long, et même de Moquin-Tandon (2), où l'on en voit aussi presque tout du long à gauche alors que de ce côté il n'y en a qu'en arrière. J'en donne donc une figure, en vue dorsale (fig. 14).

On voit que les languettes palléales de droite recouvrent le bord extérieur (lèvre) de l'ouverture de la coquille, et que celles de gauche (postérieures) sont rabattues sur la spire qu'elles embrassent.

En arrière, les deux séries de digitations sont séparées par un intervalle plus ou moins court, où le bord du manteau — passant sur le milieu du bord columellaire de la coquille — est entier et uni. Cet intervalle est très court lorsqu'il y a beaucoup

(1) H. and A. Adams, *The Genera of Recent Mollusca*, 1858, pl. LXXXIII, fig. 9.
(2) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, pl. XXXII, fig. 11.

de digitations (par exemple : 11 à droite et 8 à gauche (fig. 18) ; mais il reste toujours, cependant, entre les deux groupes de saillies (gauches et droites), une discontinuité marquée par un intervalle plus important que celui qui sépare deux digitations successives d'une même série.

On peut avantageusement grouper les variations que présente ce bord digité du manteau, en variation fréquente et variations isolées.

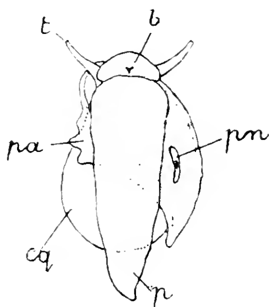


Fig. 15. — *Physa fontinalis,* jeune nouvellement éclos, vu ventralement : *b*, bouche ; *cq*, coquille ; *p*, pied ; *pa* manteau avec trois digitations à droite ; *pn*, pneumostome ; *t*, tentacule droit. — Original.

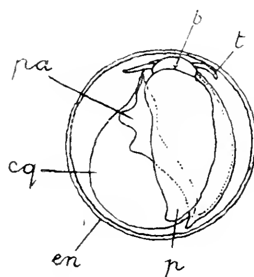


Fig. 16. — *Physa fontinalis,* embryon dans l'œuf, quelques jours avant l'éclosion, vue ventrale : *b*, bouche ; *cq*, coquille ; *en*, enveloppe de la coque de l'œuf ; *p*, pied ; *pa*, manteau avec deux digitations à droite ; *t*, tentacule gauche. — Original.

a) Variation fréquente. (Variation du nombre des digitations.)

Pour se rendre compte de la façon dont se constituent ces rangées de digitations, il faut aller jusqu'aux plus jeunes stades. Car les *Physa fontinalis* de 1 et de 1 $^1/_2$ millimètre de longueur ont déjà presque autant de digitations que les adultes : 4 ou 5 à gauche, 5 ou 6 à droite (sur trente-huit petits individus de cette taille).

Les jeunes, au moment de l'éclosion (ayant environ 1 millimètre de long), ont le bord du manteau portant déjà plusieurs denticulations à droite : au moins les deux ou trois du milieu (au niveau du cœur), et une seule à gauche (fig. 15). Ce sont en

effet celles du côté droit qui apparaissent les premières : elles existent déjà sur les embryons à l'intérieur de l'œuf, où elles se montrent quelques jours avant l'éclosion et sont très visibles le deuxième jour avant celle-ci (fig. 16).

Dans la suite, le nombre en peut augmenter par les deux extrémités de chaque série, où l'on voit très souvent des denticulations très petites ou en formation (fig. 18, 32, 38, 41, 42 et 43).

Voici, en résumé, les principales constatations que l'on peut faire, au sujet des variations du nombre de ces petits appareils, chez les individus adultes :

1° Ce n'est pas nécessairement sur les plus grands individus que s'observent les digitations les plus nombreuses. Ainsi le nombre de 9, 10 ou 11 à droite (ce dernier étant le maximum rencontré : quatre fois seulement, dont deux accompagnées de soudure de deux digitations) n'a pas été observé chez les plus grands spécimens récoltés, mais chez des exemplaires moyens ou de taille ordinaire; une fois le nombre 10 a été constaté dans un petit individu et, par contre, un nombre réduit, comme 4, dans un très grand. Il en est de même à gauche pour les nombres 6, 7 et 8 (maximum) ;

2° D'autre part, le maximum d'un côté n'est pas nécessairement accompagné du maximum de l'autre côté; et sur mille et quelques cents *Physa* passés en revue, des nombres élevés de chaque côté ne se sont trouvés réunis qu'un petit nombre de fois (11 et 8. 10 et 8, 9 et 7) (fig. 18) ;

3° Les digitations de gauche ou postérieures (s'étendant de part et d'autre de la spire : fig. 14, *pa*, en arrière) sont le plus souvent au nombre de 5 ou 6 (extrêmes : 1-8) ; celles de droite ou antérieures (recouvrant le bord droit de l'ouverture de la coquille) sont le plus souvent au nombre de 8 (extrêmes : 1-11).

On a vu jusqu'ici (et l'on verra davantage encore dans la suite, IIe partie, I, 1°) de très nombreux cas de variation avec intermédiaires observés. Pour beaucoup de ces variations à intermédiaires, on pourrait donc établir la courbe de Quetelet correspondante; toutefois, il en résulterait d'inutiles répétitions. On se

limitera forcément ici à quelques cas spéciaux; mais ceux-ci n'ont pas été pris au hasard: ce sont des formes montrant des variations fréquentes et dans de limites assez grandes. Il en est ainsi pour le nombre des digitations palléales de *Physa fontinalis*.

La fréquence relative des divers nombres de ces digitations est exprimée par les diagrammes ci-après. Le tracé en est obtenu, non pas d'après la totalité des individus observés mais pour mille exemplaires adultes et bien constitués. L'expérience a fait voir que la présence d'une larve d'insecte commensale apporte un trouble dans la conformation du bord droit du manteau (voir plus loin : variations isolées, 1). Ce tracé pour mille concorde très sensiblement d'ailleurs, avec celui que donne chaque centaine prise à part.

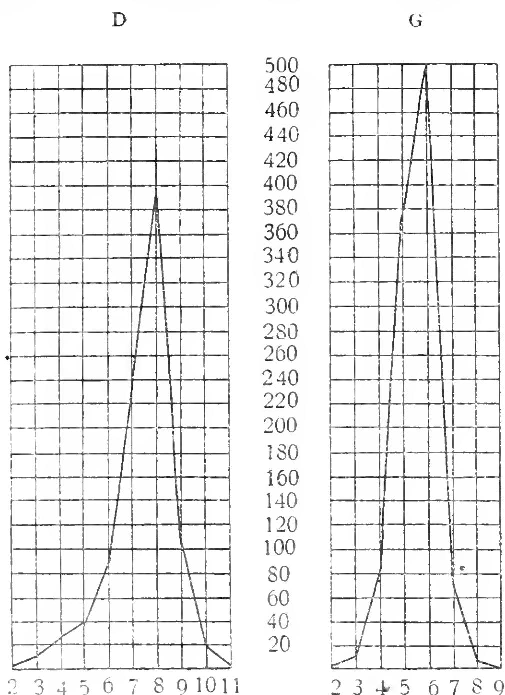
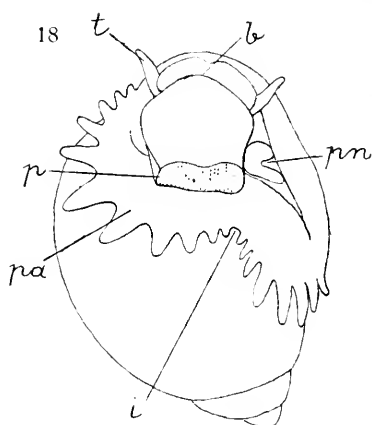
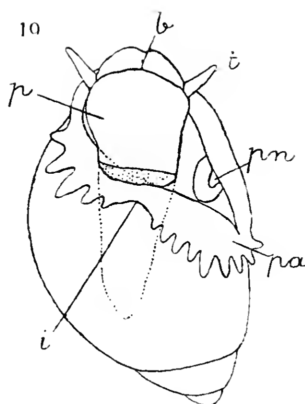
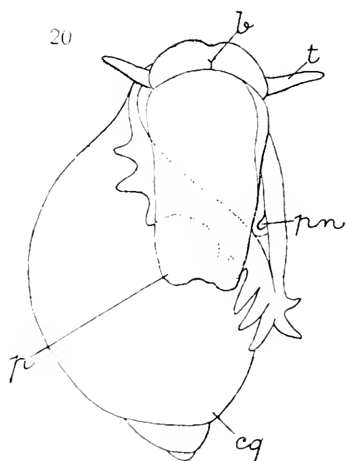


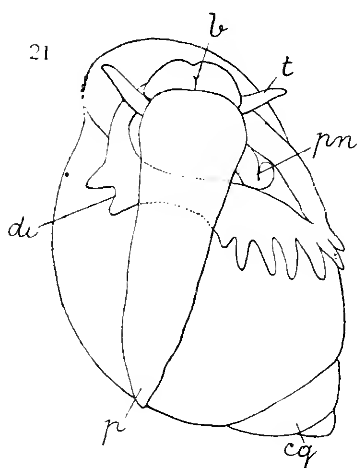
Fig. 17. — *Physa fontinalis*. Diagramme montrant la variabilité du nombre des digitations palléales; D. à droite; G, à gauche, sur mille spécimens adultes. Les nombres de la colonne verticale centrale, sont ceux des individus; les nombres inférieurs sont ceux des digitations. — Original.

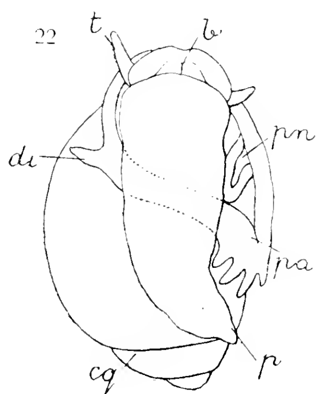
On peut voir dans ce tableau que le « mode » ne coïncide pas avec la moyenne, et que cette dernière est en deçà du mode : il y a en effet beaucoup plus souvent des nombres supérieurs à 6 et à 8 respectivement que des nombres inférieurs à ces derniers. Conséquemment, la variation est *orientée* dans un sens déterminé vers l'augmentation du nombre des digitations palléales.

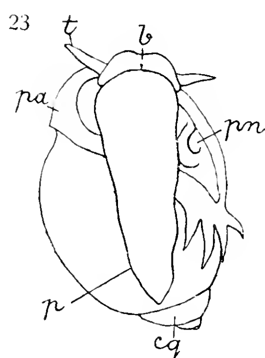

18
t
b
pn
p
pa
i

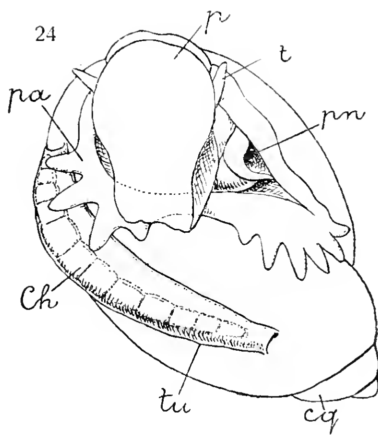

19
b
t
p
pn
pa
i

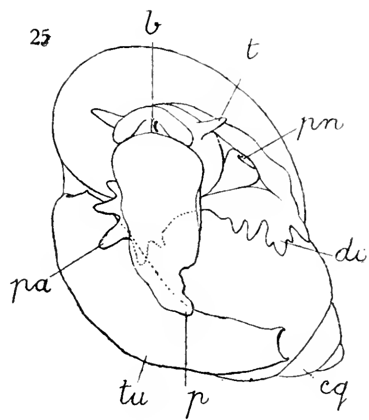

20
b
t
pn
p
cq

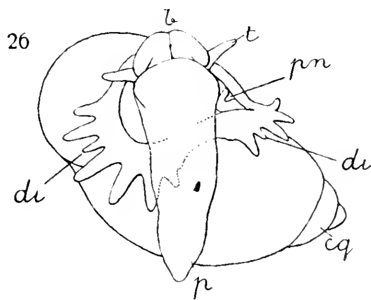

21
b
t
pn
di
p
cq

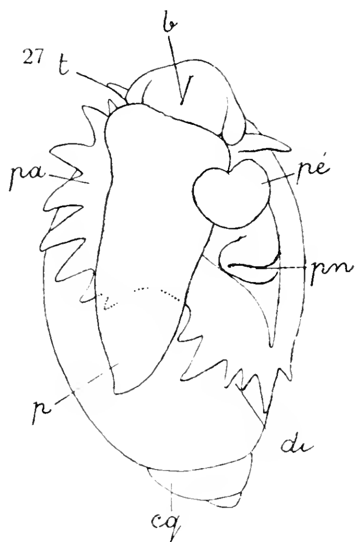

22
t
b
pn
di
pa
p
cq

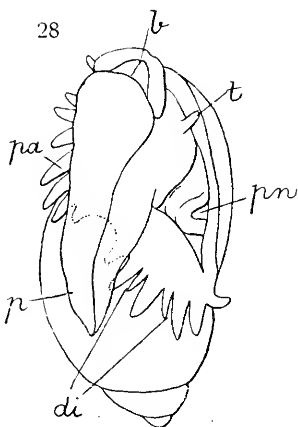

23
t
b
pa
pn
p
cq

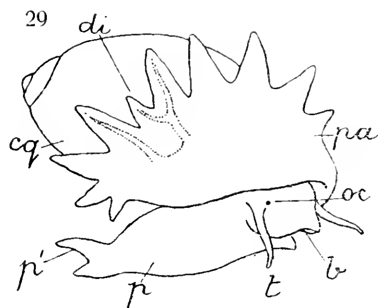

24
p
t
pa
pn
Ch
tu
cq

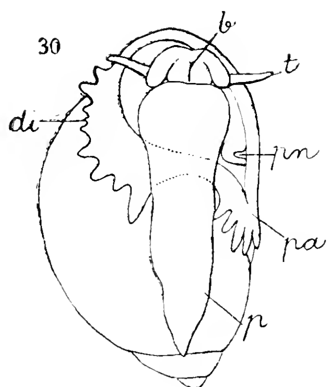

25
b
t
pn
di
pa
tu
p
cq

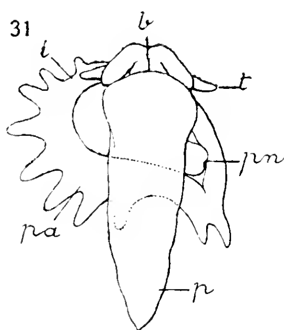

26
b
t
pn
di
di
cq
p

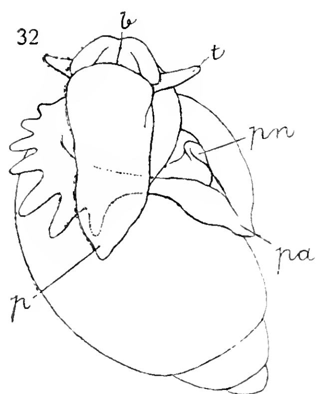

27
b
t
pa
pé
pn
p
di
cq

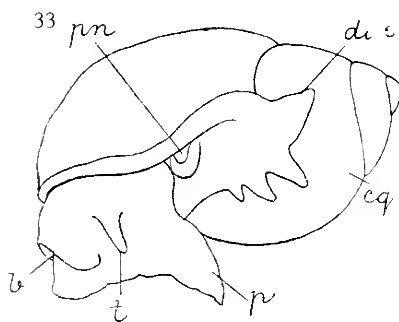

28
b
t
pa
pn
p
di

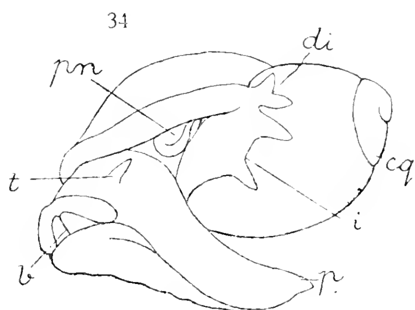

29
di
cq
pa
oc
p'
p
t
b

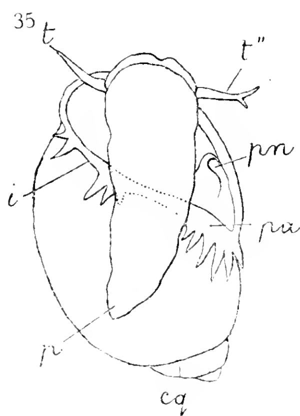

30
b
t
di
pn
pa
p


31
b
i
t
pn
pa
p


32
b
t
pn
pa
p

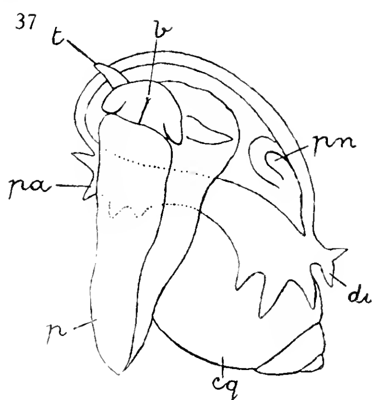

33
pn
di
cq
b
t
p

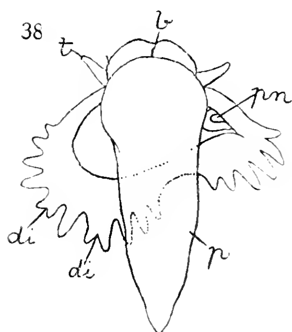

34
di
pn
t
cq
i
b
p

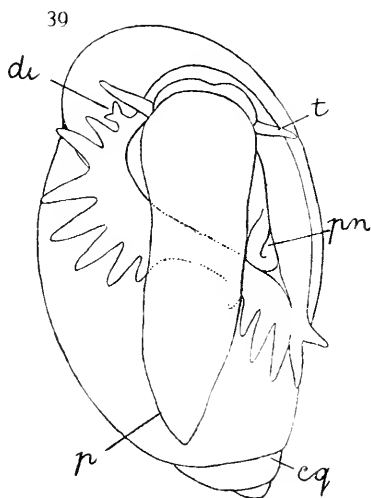

35
t
t"
pn
i
pa
p
cq

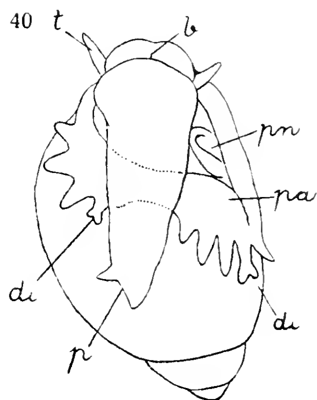
B

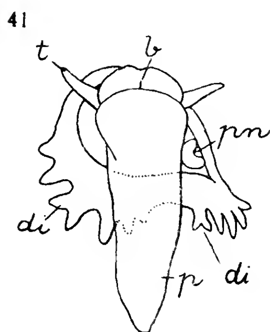

36
t
pa
pn
di
p
cq

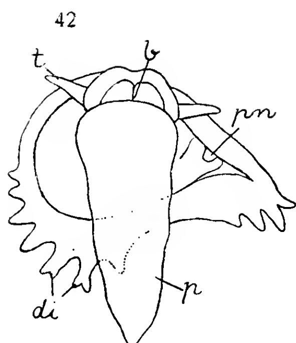

37
t
b
pn
pa
di
p
cq

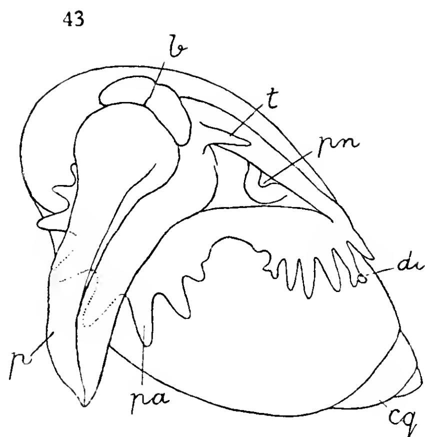

38
b
t
pn
di
di
p

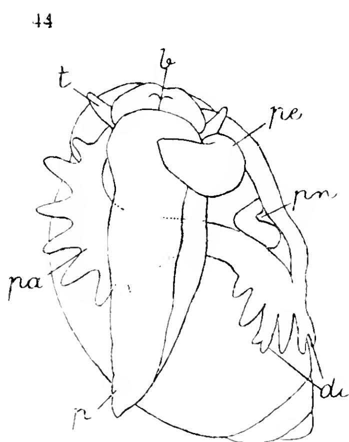

39
di
t
pn
p
cq

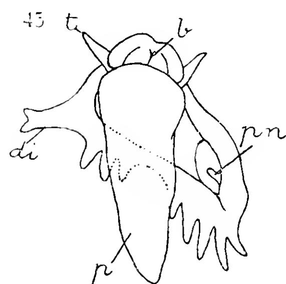

40
t
b
pn
pa
di
di
p

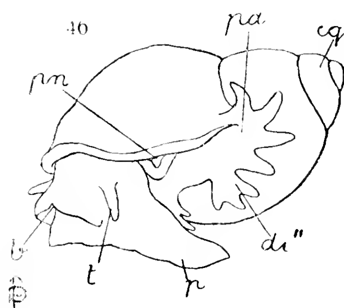

41
t
b
pn
di
p
di

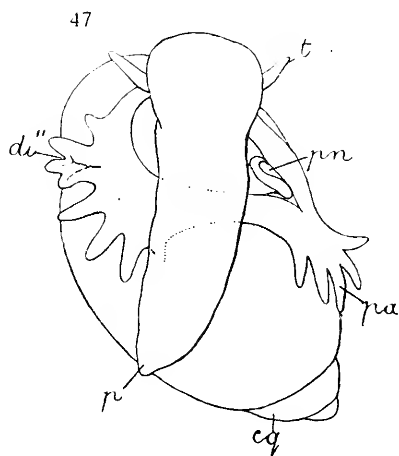

42
t
b
pn
p
di

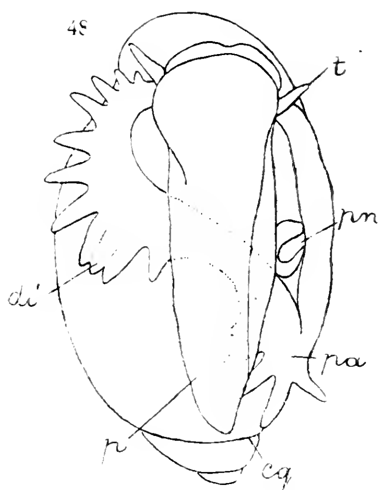

43
b
t
pn
di
p
pa
cq

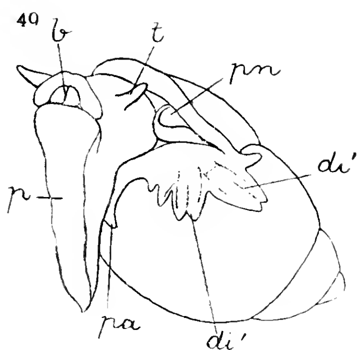

44
b
t
pe
pn
pa
p
di

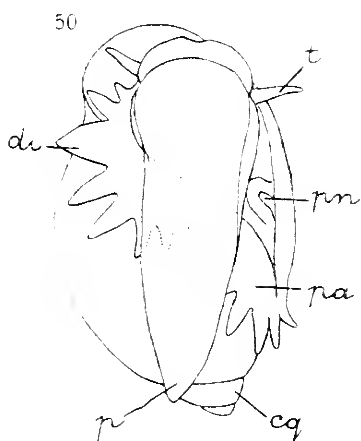

45
t
b
pn
di
p


46
pa
cq
pn
b
t
p
di''

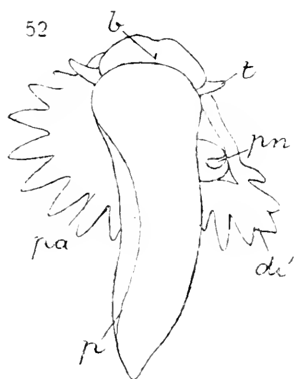

47
t
di''
pn
pa
p
cq


48
t
pn
di'
pa
p
cq


49
b
t
pn
di'
p
pa
di'


50
t
di
pn
pa
p
cq


51
t
b
di'
pn
di
p
cq


52
b
t
pn
pa
di'
p

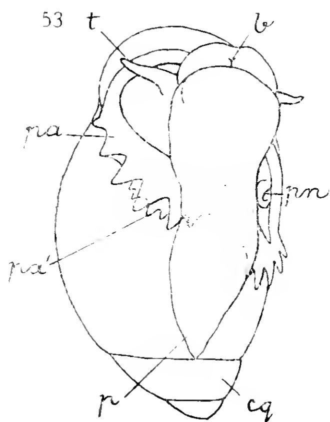

53
t
b
pa
pn
pa'
p
cq

Fig. 18 à 53. — *Physa fontinalis*, présentant différentes variations dans les digitations du bord palléal. Lettres communes : *b*, bouche; *ch*, larve de *Chironomus ; cq*, coquille; *di*. digitation; *di'*, digitations soudées; *di''*, digitation trifurquée : *i*, intervalle; *oc*, œil; *p*, pied; *p'*, appendice postérieur du pied; *pa*, manteau; *pe*, pénis; *pn*, pneumostome; *t*, tentacule. Vues ventrales, sauf en cas d'indications contraires. — Original.

Fig. 18, exemplaire avec de très nombreuses digitations des deux côtés, et avec un intervalle très court; partie postérieure du pied coupée. — Fig. 19, exemplaire avec des digitations plus nombreuses à gauche qu'à droite; partie postérieure du pied coupée. — Fig. 20, exemplaire avec peu de digitations à droite et avec la partie postérieure du pied rongée par une larve de *Chironomus*. — Fig. 21, exemplaire avec deux digitations (*di*) à droite. — Fig. 22, exemplaire avec une seule digitation (*di*) à droite. — Fig. 23, exemplaire sans aucune digitation à droite. — Fig. 24, exemplaire avec le pied rongé en arrière et le nombre de digitations de droite réduit par le fait d'une larve de *Chironomus*, portée sur la coquille, en dessous du bord droit du manteau. — Fig. 25, exemplaire avec le pied rongé par une larve de *Chironomus*, et avec le tube de cette dernière encore attaché sur la coquille. — Fig. 26, exemplaire avec digitations centrales très courtes, à droite et à gauche. — Fig. 27, exemplaire avec deux digitations centrales, contiguës, très courtes, à gauche. — Fig. 28, exemplaire avec deux digitations centrales très courtes, non contiguës, à gauche. — Fig. 29, exemplaire vu du côté droit, avec digitation centrale courte, à gauche, irriguée par le même vaisseau que la digitation immédiatement antérieure. — Fig. 30, exemplaire avec trois digitations centrales très petites à droite, et la digitation postérieure de ce côté, la plus longue de toutes. — Fig. 31, exemplaire avec un intervalle en avant à droite (la coquille n'est pas représentée). — Fig. 32, exemplaire sans aucune digitation à gauche. — Fig. 33, exemplaire avec la digitation extérieure (*di*) plus grande que toutes les autres à gauche; vue du côté gauche. — Fig. 34, exemplaire avec un intervalle à gauche, vu du côté gauche. — Fig. 35, exemplaire avec un intervalle central à droite. — Fig. 36, exemplaire avec l'avant-dernière digitation de gauche bifurquée. — Fig. 37, exemplaire avec la digitation extérieure bifurquée à gauche. — Fig. 38, exemplaire avec deux digitations bifurquées à droite (coquille non représentée). — Fig. 39, exemplaire avec la digitation anterieure bifurquée à droite. — Fig. 40, exemplaire avec une digitation moyenne bifurquée à droite et une digitation bifurquée à gauche. — Fig. 41, exemplaire avec une digitation moyenne bifurquée à droite et la digitation intérieure bifurquée à gauche (coquille non représentée). — Fig. 42, exemplaire avec deux digitations bifurquées à droite (coquille non représentée). — Fig. 43, exemplaire à deux digitations bifurquées à gauche, dont l'avant-dernière dans un plan parallèle à la surface du manteau. — Fig. 44, exemplaire avec deux digitations bifurquées à gauche. — Fig. 45, exemplaire avec la digitation antérieure de droite, très grande et bifurquée (coquille non représentée). — Fig. 46, exemplaire avec une digitation trifurquée à gauche, vu du côté gauche. — Fig. 47, exemplaire avec la deuxième digitation antérieure à droite, trifurquée. — Fig. 48, exemplaire avec trois digitations soudées à droite. — Fig. 49, exemplaire avec deux paires de digitations soudées deux à deux, à gauche, vu du côté gauche. — Fig. 50, exemplaire avec deux digitations soudées à droite. — Fig. 51, exemplaire présentant à droite une digitation simple soudée à une digitation bifurquée (et la digitation intérieure bifurquée à gauche). — Fig. 52, exemplaire avec trois digitations soudées à gauche (coquille non représentée). — Fig. 53, exemplaire avec le bord du manteau dédoublé à droite.

b) Variations isolées. — 1. *Variation du nombre relatif des digitations de gauche et de droite.* — Comme la plupart des observateurs l'ont reconnu, il y a, dans la règle, plus de digitations à droite (où elles occupent tout le long du bord palléal) qu'à gauche (où elles n'existent qu'en arrière, vers la spire : voir fig. 14, *pa*, en arrière).

Mais parfois on peut constater l'égalité du nombre des saillies des deux côtés : 4 et 4, 5 et 5 (quatre fois), 6 et 6 (3 fois), 7 et 7 et même 8 et 8 (chacune de ces dispositions respectivement une fois) (fig. 25 et 37).

Enfin, exceptionnellement la règle est renversée : il y a alors un plus grand nombre de digitations à gauche qu'à droite. Ce cas n'est d'ailleurs guère commun (surtout si l'on écarte les individus porteurs de larve commensale d'insecte : voir ci-après). J'ai observé, en effet, deux fois 6 à droite pour 7 à gauche, une fois 5 pour 9 (fig. 19), cinq fois 5 pour 7, vingt-cinq fois 5 pour 6, deux fois 4 pour 7, quatorze fois 4 pour 6 (fig. 24), seize fois 4 pour 5, trois fois 3 pour 7 (fig. 20), trois fois 3 pour 6, dix fois 3 pour 5, deux fois 3 pour 4, une fois 2 pour 7 (fig. 21), une fois 2 pour 6, deux fois 2 pour 5, une fois 2 pour 4, une fois 1 pour 4 (fig. 22), une fois 1 pour 3 et une fois 0 pour 4.

Ce déficit de digitations à droite est bien des fois accompagné d'intervalles entre les saillies antérieures ou d'irrégularités dans leur taille : digitations antérieures très grandes, ce qui suggère l'absence des premières, plus petites.

Ce dernier genre de déficit (quelques digitations seulement à droite, dont les premières en avant sont grandes) coïncide presque toujours avec la présence d'un commensal : une larve de *Chironomus* (larve rouge, probablement *C. plumosa*), qui se loge au côté droit, entre la coquille et le bord découpé du manteau rabattu sur elle. Cette larve sécrète dans cet espace une sorte de tube muqueux, ouvert aux deux bouts; elle y est entièrement abritée, mais peut en sortir et y rentrer, et y est

orientée tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre (fig. 24); sans quitter son tube, elle peut ronger la partie antérieure du bord palléal droit de *Physa*, ou aussi la partie postérieure de son pied. Il arrive même que de ces larves finissent par dévorer l'animal tout entier et se logent alors dans la coquille vide (j'ai trouvé parfois cette même larve commensale dans la cavité palléale ou poumon de *Limnaea auricularia*).

J'ai constaté très fréquemment l'existence de cet insecte sur les *Physa* à digitations peu nombreuses à droite, provenant de divers fossés des environs de Gand, pendant la fin du printemps (avril et mai) et le commencement de l'été. Plus tard, quelques-uns d'entre ces Mollusques n'avaient plus, sur leur coquille, que le tube vide (fig. 25) : la larve s'était transformée, tandis que les Physes vivent plus longtemps (d'une année à l'autre); enfin. certains *Physa* avaient même perdu le tube, dont la trace n'était pas encore tout à fait effacée.

On peut en conclure que la plupart des *Physa fontinalis* dont le côté droit du manteau montre des digitations à la fois irrégulières et peu nombreuses, ont une larve *Chironomus* à cette place, si même celle-ci n'y est plus. Il en résulte la nécessité de ne pas comprendre ces exemplaires dans la statistique de la variation régulière du nombre des digitations palléales (au moins à droite) chez *Physa fontinalis*.

Une autre modification très fréquemment coexistante avec celle-là s'observe dans la partie postérieure du pied : celle-ci est rongée ou même tronquée (fig. 20, 24 et 25), suivant toute apparence par les mandibules de la larve du diptère dont la tête peut faire saillie hors du tube, vers cet endroit.

2. *Interruption ou discontinuité dans les rangées de digitations.* — (Ordinairement avec réduction de leur nombre et généralement dans la région antérieure et surtout à droite où elle est le plus fréquente par suite de l'action des *Chironomus* ci-dessus). Rencontrée une seule fois à gauche (fig. 34), cette

particularité n'a été observée à droite, chez des individus sans *Chironomus* commensal, que quatre fois entre les digitations 2 et 3, moins souvent encore entre les digitations 1 et 2 (une fois avec un très long intervalle entre les deux), une fois entre les digitations 3 et 4. Enfin, une fois il a été rencontré une discontinuité beaucoup plus longue entre les deux premières et les trois dernières respectivement continues (fig. 35).

3. *Absence totale de digitations.* — La discontinuité et la réduction du nombre y mènent comme disposition extrême : elle a été observée deux fois au côté droit (fig. 23) et une fois au côté gauche (fig. 32).

4. *Taille relative des digitations.* — Normalement, la taille de ces saillies croît à partir de la plus antérieure, puis, après avoir atteint un maximum, décroît régulièrement jusqu'à la dernière ou interne (fig. 18). Exceptionnellement (un individu sur plusieurs centaines), on rencontre, à droite ou à gauche, une digitation plus ou moins centrale plus petite que ses deux voisines (fig. 26) ; une fois à droite, il a été observé deux digitations plus petites que leurs voisines, séparées par une plus grande, et de même à gauche, deux fois (fig. 28) ; il a été rencontré encore : deux fois à gauche, deux digitations successives très petites, entre deux plus grandes (fig. 27) ; simultanément, des deux côtés, une petite digitation entre deux plus grandes (fig. 26) ; enfin, à droite, plusieurs petites voisines (fig. 30) ; trois fois à gauche, la plus extérieure de toutes était la plus grande (fig. 33), l'une des trois fois, légèrement bifurquée ; et une fois à droite, la plus grande était encore l'antérieure, bifurquée également (fig. 45), une fois la postérieure (fig. 30).

Il est au moins certains cas de digitation de petite taille entre deux plus grandes, où la première était vraisemblablement la bifurcation de l'une de ses voisines : cela est rendu vraisem-

blable par le vaisseau sanguin commun dont une branche latérale va irriguer cette petite digitation (fig. 29).

Ces digitations intermédiaires, plus petites que leurs voisines, peuvent naturellement l'être plus ou moins; dans un cas, la taille en était même tellement réduite, qu'il y avait comme un intervalle entre deux digitations normales.

5. *Furcation des digitations.* — Cette modification n'a jamais été signalée chez les *Physa ;* elle est cependant assez régulièrement présente, au moins chez *Physa fontinalis* : dans la proportion d'à peu près 5 °/₀. Cette furcation — double ou triple — peut être plus ou moins profonde; mais la bifurcation peu profonde est rare et paraît même produite parfois par le fait d'une soudure de deux ou trois digitations (voir plus loin : 6).

La bifurcation, avec les branches le plus souvent égales, peut être le résultat d'une régénération après traumatisme. Cette variation s'observe un peu plus fréquemment à gauche qu'à droite, bien que le nombre des digitations y soit moins grand.

De ce côté gauche, la digitation divisée est presque toujours la plus extérieure (antérieure) (fig. 34, 37 et 44) ou l'avant-dernière (9 fois); moins souvent l'antépénultième (7 fois) (fig. 44) ou une intermédiaire, deux fois seulement la postérieure ou interne (fig. 41 et 51).

A droite, trois fois, la digitation divisée était la plus antérieure (fig. 39 et 45) et trois fois seulement la plus postérieure. Tous les autres cas, assez nombreux, ont été constatés dans la région moyenne, plus ou moins loin d'une extrémité (fig. 41).

Dans deux cas seulement une digitation bifide à gauche était accompagnée d'une bifurcation à droite, sur le même individu (fig. 40). Dans deux autres cas il y avait du même côté (droit) deux digitations bifurquées (une fois voisines, une fois séparées par une saillie normale) (fig. 38 et 42).

La bifurcation est ordinairement effectuée perpendiculairement au plan même de la digitation, de sorte que les deux branches sont *côte à côte;* dans un individu seulement, cette bifurcation était faite dans un plan *parallèle à la surface du manteau,* de sorte que les deux branches étaient plus ou moins superposées : l'individu qui présentait cette disposition avait du même côté (gauche) une autre digitation bifurquée dans le plan habituel (fig. 43).

La trifurcation a été observée trois fois à gauche, dont deux fois sur l'avant-dernière digitation extérieure (fig. 25), et une fois du même côté sur l'intérieure (fig. 46). A droite, il a été rencontré un exemple de bifurcation véritable, avec division du vaisseau (fig. 47) ; deux autres cas paraissent plutôt des exemples de soudure de trois digitations, car les entailles sont très peu profondes (fig. 48) : voir ci-après 6. Un quatrième exemple de ce côté était une soudure d'une digitation normale avec une digitation bifurquée (fig. 51).

6. *Soudure.* — C'est là une variation des plus rare. Il a été rencontré :

Deux exemples de soudure de trois digitations à droite (tous deux sur des individus à 11 digitations) (fig. 48) ;

Un cas de soudure des trois avant-dernières digitations à gauche (sur 6) (fig. 52);

Trois cas de soudure de deux digitations à droite (toujours plus ou moins vers le milieu) ; la preuve de la soudure s'y remarque dans la présence de plus d'un vaisseau et de plus d'un filet nerveux (fig. 50) ;

Trois exemples de soudure de deux digitations à gauche : une fois sur 6, deux fois sur 7 digitations; dans le premier cas, c'étaient les deux avant-dernières intérieures, dans l'un des deux autres, les deux dernières intérieures.

Une fois il a été observé deux soudures simultanées de 4 digitations deux à deux (voisines), à gauche (fig. 49).

7. *Dédoublement du bord du manteau à droite.* — Une fois le bord du manteau, à droite, était double, le repli le plus voisin de la face extérieure de la coquille s'étendant du deuxième lobe antérieur jusqu'au dernier, et portait quatre petites digitations supplémentaires (fig. 53).

c) **Physa acuta.** — D'après Moquin-Tandon [1], il y aurait, dans cette espèce, 7 digitations à droite, dont les 4 supérieures presque rudimentaires, et 5 ou 6 à gauche. Je n'ai pu l'étudier personnellement qu'en trop petit nombre pour donner des résultats comparables à ceux obtenus chez *Physa fontinalis* : j'y ai trouvé, à droite, 6, 7 ou 8 lobes, et, à gauche, 4 ou 6. Quoi qu'il en soit, il résulte des observations de Moquin-Tandon et des miennes, qu'ici également la variabilité est probablement du même ordre que dans *Physa fontinalis*.

d) Siphon. — Il peut arriver que cette saillie du bord palléal soit bifurquée et sécrète un siphon coquillier bifurqué ; le cas est même connu dans un Gastropode fossile : *Pleurotoma regularis* [2]. L'expérimentation sur *Nassa mutabilis* montre que cette anomalie du siphon palléal peut être due à une régénération après ablation [3] (fig. 278), sans modifier le siphon coquillier.

e) Cavité coquillière. — On sait que dans la majorité des Bulléens (*Philine*, *Doridium*, etc.) [4] et des Limaciens [5], la cavité coquillière communique avec l'extérieur par un fin canal,

---

(1) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. II, p. 453, et pl. XXXII, fig. 10 et 11.

(2) Leriche, *Sur une coquille de* Pleurotoma regularis (ex Van Beneden) De Koninck, *pourvue de deux siphons*. (Ann. Soc. Géol. du Nord, t. XXXIX, 1910, p. 343.)

(3) Hanko. *Ueber das Regenerationsvermögen und die Regeneration verschiedener Organe von* Nassa mutabilis (L.). (Arch. Entwicklungsmech., Bd XXXVIII, 1914, p. 500.)

(4) Pelseneer, *Recherches sur divers Opisthobranches*. (Loc. cit., 1894, pp. 13 et 16.)

(5) Tauber, *Beiträge zur Morphologie der Stylommatophoren*. (Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. Saint-Pétersbourg, t. V, 1900, p. 33.)

situé en arrière, vers la spire (et il est vraisemblable qu'il en est de même dans les Pleurobranches et les *Lamellaria*) ; mais outre cette très petite ouverture, normale, il arrive qu'une ouverture plus grande, dorsale, subcentrale, se rencontre chez certains individus de Gastropodes à coquille interne : par

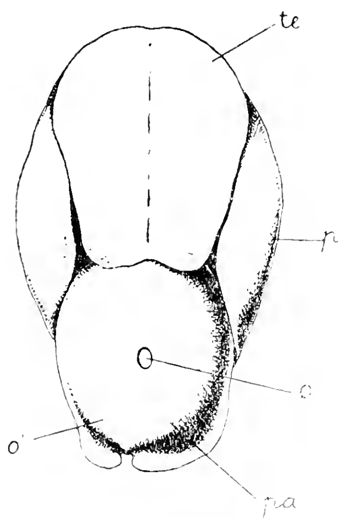


FIG. 54. — *Philine aperta*, individu avec un grand orifice dorsal de la cavité coquillière, vue dorsale : *o'*, orifice normal ; *o*, orifice anormal de la cavité coquillière ; *p*, pied ; *pa*, manteau ; *te*, bouclier céphalique. — D'après Pelseneer (1894).

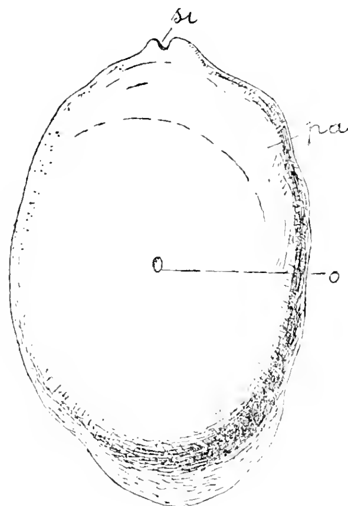


FIG. 55. — *Lamellaria antarctica*, individu présentant un orifice dorsal de la cavité coquillière ; vue dorsale : *o*, orifice de la cavité de la coquille ; *pa*, manteau ; *si*, siphon. — Original.

exemple dans un *Philine aperta*, où je l'ai signalée jadis [1] (fig. 54) ; je l'ai observée également dans un *Lamellaria antarctica* (fig. 55) ; enfin elle a été rencontrée aussi deux fois dans *Agriolimax agrestis* [2] et une fois chez *Agriolimax laevis* [3].

(1) PELSENEER, *Recherches sur divers Opisthobranches.* (LOC. CIT., p. 14.)

(2) HEYNEMANN, *Studien über einige wenig bekannte Gattungen.* (JAHRB. DEUTSCH. MALAKOZOOL. GESELLSCH., Bd XI, 1884.)

(3) BABOR, *Ueber* Aspidoporus limax *Fitz.* (ANN. K. K. NATURHIST. HOFMUS., Bd XIII, 1898, p. 34.)

Granulations coquillières des *Arion* : la cavité coquillière du genre *Arion* renferme de nombreuses granulations calcaires présentant une très notable variété, à laquelle il n'a été fait allusion nulle part jusqu'ici (il y a d'ailleurs peu de renseignements précis à leur sujet dans la littérature). Voici en quoi consiste cette variation :

Le plus souvent ces granulations constituent une véritable *poussière* calcaire à grains d'un ou plusieurs centièmes de millimètre environ. Exceptionnellement, parmi ces derniers, il peut y en avoir quelques-uns plus gros, facilement isolables à un

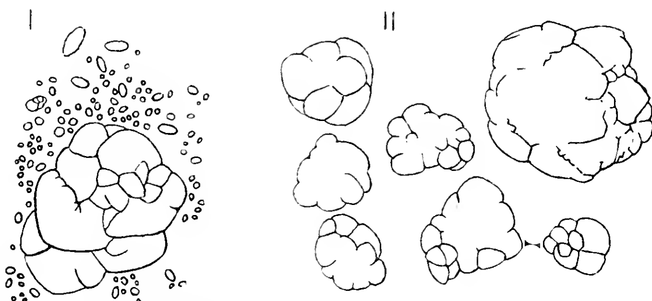


Fig. 56. — *Arion empiricorum,* partie des granulations coquillières de deux individus différents : I, d'un exemplaire où presque tout le calcaire est à l'état de grains pulvérulents; II, d'un spécimen où tout le calcaire est à l'état de grosses concrétions (grossi dix fois, tandis que I l'est cinquante fois). — Original.

simple grossissement de loupe, et qui méritent seuls le nom de concrétions : ils présentent une surface plus ou moins mamelonnée, par suite de l'accolement de leurs diverses parties constituantes qui proviennent de plusieurs centres de formation; les plus gros que j'ai vus mesuraient 1^{mm}5.

Or, si l'on examine de multiples *Arion empiricorum* adultes, on constate que :

α) dans certains spécimens, la cavité coquillière renferme uniformément la fine poussière calcaire, avec un très petit nombre (1, 2 ou 3) de granulations plus grosses;

β) une disposition opposée (dans de rares individus) montre tout le calcaire de la cavité coquillière sous la forme exclusive de grosses concrétions, dont le nombre dépasse alors la centaine (104, par exemple);

γ) entre ces deux états extrêmes existent tous les intermédiaires, le plus souvent de 4 ou 5 à 25 ou 30 concrétions, parmi les multiples petits grains pulvérulents.

En outre, ces granulations, de forme très variable (ovales ou elliptiques, allongées ou même fusiformes), peuvent, dans d'autres espèces, être assemblées lâchement ou solidement : chez *A. subfuscus*, on les trouve généralement libres et « rarement agglutinées (1) ».

Chez les Janellidae, la cavité coquillière est subdivisée en poches multiples, de nombre variable : *Janella schauinslandi* en montre de 60 à 80; dans chacune d'elles il y a quelques grandes pièces calcaires ou fins grains pulvérulents (2). ***Aneitella virgata*** possède une moyenne d'une vingtaine de pièces calcaires dans autant de subdivisions séparées de la cavité originelle (3); ***Aneitea graeffei*** n'a qu'une cavité unique, mais avec un nombre variable de pièces calcaires (4, 5 et jusqu'à une douzaine) (4).

f) Tentacules palléaux. — Un petit cirre s'observe souvent au fond de l'échancrure palléale de *Scissurella costata*, sans y être constant (5).

---

(1) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. II, p. 14.

(2) Plate, *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden* (Janella schauinslandi n. sp. *und* Aneitella berghi n. sp.). (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XI, 1898, pp. 235 et 236.)

(3) Glamann, *Anatomisch-systematische Beiträge zur Kenntniss der Tracheopulmonaten.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XVII, 1903, p. 696.)

(4) Ibid., p. 753.

(5) Vayssière, *Étude zoologique de la* Scissurella costata var. laevigata. (Journ. de Conch., t. LXII, 1894, p. 8 du tiré à part.)

Chez *Haliotis tuberculata,* la même échancrure présente normalement trois tentacules (un de chaque côté et un au fond) [1], passant par les trois orifices antérieurs de la coquille; et telle figure [2] qui en représente autant que de trous coquilliers — 6, est manifestement imaginaire et inexacte; mais il a pu arriver exceptionnellement qu'il y en eût quatre [3].

Les tentacules péripalléaux, sensiblement équidistants des Patelliens, sont en nombre variable d'un individu à un autre, de même taille; par exemple chez *Helcion pellucidum,* où l'on en observe de 50 à 65 [4].

Lorsque le manteau se rabat partiellement sur la coquille et qu'il porte alors des appendices extérieurs, le nombre et même la forme de ceux-ci ne présentent aucune constance : on peut s'en assurer notamment sur diverses espèces de *Cypraea, Erato,* etc. Il en est de même dans des cas où le manteau recouvre la coquille presque entièrement ou totalement : ainsi *Aclesia freeri* montre une remarquable inconstance dans la constitution des papilles dorsales, et même des villosités tentaculaires [5]; les tubercules palléaux de *Pleurobranchus (Oscanius) tuberculatus* sont placées suivant 5 à 7 rangées longitudinales [6].

---

(1) Cela résulte des observations concordantes de la généralité des auteurs : Lacaze-Duthiers, Wegmann, Smith, Fleure, etc., et de mes constatations personnelles.

(2) Figure inédite de Deshayes, reproduite dans Fischer, *Manuel de Conchyliologie,* p. 844.

(3) Cuvier, *Mémoire sur l'Haliotide, le Sigaret, la Patelle, la Fissurelle, etc.,* p. 8.

(4) Clark, *loc. cit.,* p. 257.

(5) Griffin, *The Anatomy of Aclesia freeri new Species.* (Philippine Journ. of Sci. [Section *D*], vol. VII, 1912, pp. 68, 69 et pl. IV, fig. 26.)

(6) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille,* part. I. (Loc. cit., 1885, p. 126.)

g) Appendices dorsaux des Nudibranches. — α. **Eolidiens.** — 1. *Étranglement de papilles.* — Cette variation a été observée dans *Coryphella salmonacea* (1) et dans *Acanthopsole quatrefagesi* (2).

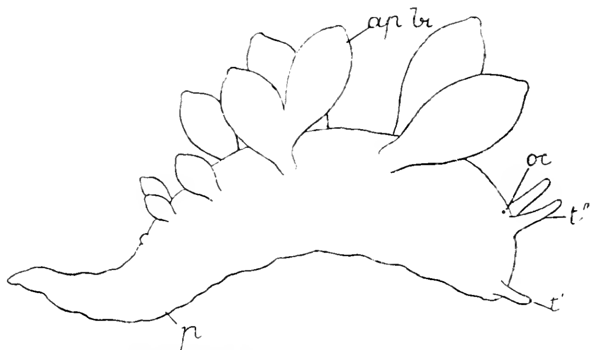


Fig. 57. — *Tergipes despectus* avec une papille dorsale bifide, vu du côté droit : *ap bi*, appendice dorsal bifide ; *oc*, œil ; *p*, pied ; *t'* et *t''*, tentacules antérieur et postérieur. — Original.

2. *Furcation de papilles.* — a. Bifurcation avec multiplication éventuelle des sacs « cnidophores » : variation rencontrée chez : *Phyllodesmium hyalinum* (3), *Spurilla neapolitana* (4), *Eolis papillosa* et *E. glauca* (5), *Tergipes despectus* (fig. 57),

---

(1) Bergh, *Anatomiske Bidrag til Kundskab om Aeolidierne.* (Vid. Selsk. Skriv. Ser. 5, Naturvid. og Math. Afdel., 1864, pl. IV, fig. 39.)

(2) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. II. (Loc. cit., 1888, p. 43, pl. VII, fig. 137.)

(3) Bergh, *Anatomiske Undersögelse af* Phyllodesmium hyalinum, Ehrbg. (Naturhist. Foren. Vidensk. Meddel., 1860, pl. I, fig. 2.)

(4) Bergh, *Anatomiske Bidrag til Kundskab om Aeoliderne.* (Loc. cit., 1864, pl V, fig. 3.) — Le même auteur constate ultérieurement que des anomalies de division ne sont pas rares dans cette espèce, pas plus que de soudure ou de bourgeonnement. (*Beiträge zur Kenntniss der Aeolidiaden*, part VII. [Verhandl. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, Bd XXXII, 1882, p. 16].)

(5) Hecht, *Contribution à l'étude des Nudibranches.* (Mém. Soc. Zool. France, t. VIII, 1896, p. 18, pl. II, fig. 9 [tous les degrés de bifurcation, avec multiplication des sacs cnidophores].)

Eolis alba (1), *Cratena viridis* (2), *Cerberilla annulata* (3) et *Coryphella landsburgi* (4).

B. Trifurcation : il a été observé sur un *Spurilla neapolitana*, un appendice trifurqué au sommet et pourvu de trois sacs cnidophores (5); la trifurcation a été observée encore dans *Eolis glauca* (6).

C. Une papille 5-fide a été rencontrée chez un *Eolis papillosa*, où elle était soudée à une papille bifide (7).

3. *Soudures de papilles.* — Cette anomalie n'est pas rare dans *Spurilla neapolitana* (8) ; un *Eolis papillosa* a montré la coalescence de deux papilles par leur extrémité terminale (9).

4. *Papille surnuméraire.* — Entre les deux papilles de la troisième paire, un *Doto fragilis* présentait une grande papille médiane (10).

Les appendices latéraux renfermant les diverticules hépatiques sont en nombre variable dans diverses espèces de *Pleurophyllidia* : de 40 à 60 chez *P. undulata*, de 30 à 40 chez

---

(1) Alder et Hancock, *Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca, Ray Society*, 1855, p. 26.

(2) Herdman and Clubb, *3d Report upon the Nudibranchiata of the L. M. B. C. district*. (Proc. Biol. Soc. Liverpool, vol. IV, 1890, p. 145 [deux fois un grand appendice bifurqué au sommet, avec deux sacs cnidophores].)

(3) Bergh, *Beiträge zur Kenntniss der Aeolidiaden*, part. IX. (Loc. cit., t. XXXVIII, 1889, pl. XVII, fig. 6 [une petite saillie accessoire].)

(4) Bergh, *ibid.*, pl. XVII, fig. 10 (saillie accessoire).

(5) Trinchese, *Anatomia e fisiologia della* Spurilla neapolitana. (Mem. Accad. Sci. Bologna, sér. 3, t. IX, 1878, p. 405, pl. X, fig. 22.)

(6) Hecht, *loc. cit.*, p. 18.

(7) Hecht, *loc. cit.*, p. 19, pl. II, fig. 11.

(8) Bergh, *Beiträge zur Kenntniss der Aeolidiaden*, part. VII. (Loc. cit., 1882, p. 16.)

(9) Hecht. *loc. cit.*, pp. 18 et 19.

(10) Dalyell, fide Alder et Hancock. (*Loc. cit.*, p. 26.)

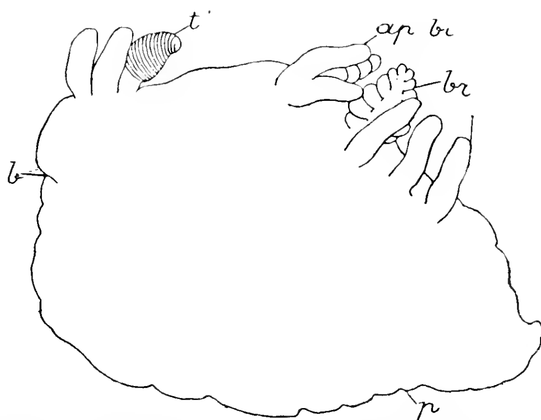


Fig. 58. — *Ancula cristata* avec l'appendice dorsal antérieur de gauche bifurqué, vu du côté gauche. *ap bi*, appendice bifurqué; *b*, bouche; *br*, branchie; *p*, pied; *t''*, tentacule postérieur. — Original.

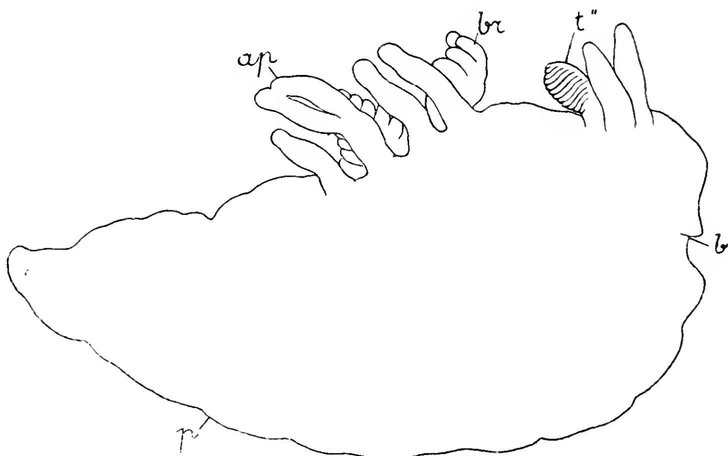


Fig. 59. — *Ancula cristata* avec le troisième appendice de droite divisé et à deux branches soudées à leur extrémité, vu du côté droit. *ap*, appendice bifide et soudé; *b*, bouche; *br*, branchie; *p*, pied; *t''*, tentacule postérieur. — Original.

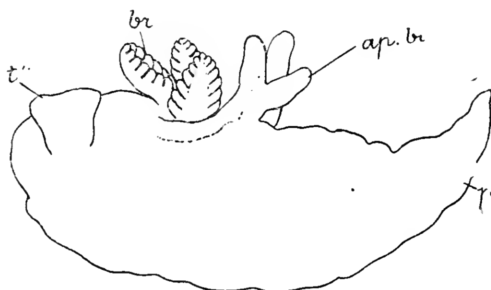


Fig. 60. — *Thecacera pennigera* avec l'appendice « branchial » gauche bifide, vu du côté gauche. *ap. bi*, appendice bifide; *br*, branchie; *p*, pied; *t''*, tentacule postérieur. — Original.

P. loveni, plus ou moins de 15 chez *P. vasconica,* et ils diffèrent même de forme suivant les individus, au moins dans cette dernière espèce (¹).

Les papilles dorsales de divers *Doto* varient de forme ou de couleur suivant les individus : chez *D. coronata* (²), chez *D. cinerea* et *D. paulinæ* (³).

β. **Doridiens.** — Dans beaucoup d'espèces, le nombre et la forme des tentacules dits « branchiaux » sont inconstants. Il y en a de 2 à 8 de chaque côté chez *Polycera quadrilineata,* où il peut en manquer, s'en trouver d'asymétriques, de palmés ou de branchus (⁴). Quant aux tubercules palléaux disposés en rangées longitudinales, ils manquaient totalement dans un individu adulte de cette même espèce (⁵).

Le nombre de ces appendices peut être 3, 4 ou 5 de chaque côté chez *Ancula cristata,* d'après mes observations personnelles (⁶); en outre, ils peuvent être bifides, ou encore présenter le phénomène de soudure (fig. 59).

Le tentacule « branchial » bifurqué a été observé deux fois dans *Thecacera pennigera* (fig. 60).

Le nombre des appendices dorsaux de *Triopa claviger* oscille

---

(1) Cuénot, *Contribution à la faune du bassin d'Arcachon.* VII. *Pleurophyllidiens.* (Bull. Stat. Biol. Arcachon, 16e année, 1914, p. 77.)

(2) Abric, *Sur quelques variations expérimentales de coloration chez les Nudibranches.* (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LXVII, 1904, p. 5.)

(3) Trinchese, *Aeolididae e famiglie affini.* (Atti R. Accad. Lincei, sér. 3; Mem. Sci. fis. mat. e nat., vol. XI, 1881, respectivement : pl. LV, fig. 2 [*D. cinerea*], et pl. LVIII, fig. 2 et 3 [*D. paulinae*].)

(4) Elmhirst, *Notes on Nudibranchiate Mollusca.* (Annals Scott. Nat. Hist., 1908, p. 230.)

(5) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille,* part. III. (Ann. Mus. Marseille, t. VI, 1901, p. 64, pl. II, fig. 8.)

(6) Alder et Hancock, ainsi que Bergh indiquent cinq pour le nombre de ces appareils; Meyer et Möbius, trois ou quatre.

autour de 20 [1]. Dans *Idalia leachi,* les deux rangs sublatéraux de tentacules palléaux en possèdent 3 ou 4, et occasionnellement il y a deux rangs additionnels avec 1 ou 2 appendices [2].

γ. **Élysiens.** — Parmi les Élysiens, on a signalé un individu de *Elysia viridis* présentant une expansion conique des téguments sur la bosse péricardique [3].

h) Glandes palléales. — *Umbrella mediterranea* possède une grande glande palléale antérieure, normalement avec un seul orifice; une fois il a été observé une glande avec deux orifices [4]. Les glandes palléales marginales des *Oncidiella* sont normalement disposées régulièrement et symétriquement; le nombre n'en est toutefois pas toujours constant : ainsi, chez *O. maculata,* il y en a de 20 à 24 [5]; dans *O. nigricans,* de 14 à 21, sans être toujours parfaitement symétriques, sans que le nombre soit proportionné à la taille des individus et avec quelquefois une glande médiane antérieure (observations personnelles); dans *O. patelloides,* le nombre de glandes varie également, de 17 à 20, la moyenne étant 18 (observations personnelles).

i) Spicules palléaux. — De forme constante dans certains Nudibranches, comme *Triopa claviger,* par exemple, ils présentent au contraire une forme plus ou moins variable dans divers autres Nudibranches et quelques Pleurobranches : les spicules de *Pleurobranchus aurantiacus,* ordinairement à

---

(1) Alder et Hancock, *loc. cit.,* fam. 1, pl. XX (14 sur la figure).

(2) Alder et Hancock, *loc. cit.,* fam. 1, pl. XXVII.

(3) Hecht, *loc. cit.,* p. 20.

(4) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille,* part. I. (Loc. cit., 1885, p. 137.)

(5) Plate, *Studien über die opisthopneumone Lungenschnecken.* II. *Die Oncidiïden.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd VII, 1893, p. 201.)

3 branches, peuvent aussi en montrer 4 ou 5 (1) (fig. 61); la variabilité de forme est encore très nette dans d'autres espèces de Pleurobranches, comme *Berthella brocki* et *Bouvieria scutata* (2).

Polycera quadrilineata montre aussi une variation notable de la forme des spicules (3), ainsi que *Aegires leuckarti* (4). Enfin

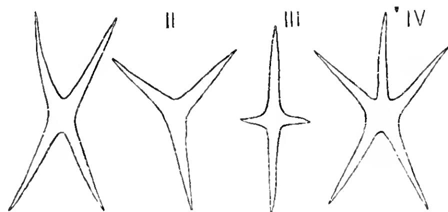


Fig. 61. — Spicules tégumentaires de *Pleurobranchus (Bouvieria) aurantiacus.* II, type le plus fréquent; I, III, IV, formes plus rares. — D'après Lacaze-Duthiers et Vayssière.

la forme en est inconstante dans *Hedyle granulifera* (de 2 à 5 branches) (5).

j) Dans *Cymbuliopsis calceola*, un anneau pigmenté saillant, à la partie postérieure de la masse viscérale, est de taille différente suivant les différents individus (6).

---

(1) Lacaze-Duthiers, *Anatomie et physiologie du Pleurobranche orange.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. XI, 1859, p. 296.) — Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille,* part. I. (Loc. cit., 1885, p. 116) — Vayssière, *Monographie de la famille des Pleurobranchidés.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 8e série, t. VIII, 1898, pl. XX, fig. 75.)

(2) Vayssière, *Monographiè de la famille des Pleurobranchidés.* (Loc. cit., respectivement pl. XVI, fig. 4, et pl. XVIII, fig. 47.)

(3) Hecht, *loc. cit.*, p. 66. — Bergh, *Beiträge zur eine Monographie der Polyceraden.* I. (Verhandl. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, Bd XXIX, 1880, pl. IX, fig. 10, et pl. X, fig. 9.)

(4) Bergh, *ibid.* II. (Loc. cit., Bd XXX, 1881, pl. XIII, fig. 8.)

(5) Kowalevsky, *Les Hédylidés, étude anatomique.* (Mém. Acad. Sci. Saint-Pétersbourg, 8e série, classe phys.-math., vol. XII, 1901, pl. IV, fig. 54.)

(6) Peck, *On the Anatomy and Histology of* Cymbulia calceola. (Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ., vol. IV, no 6, 1890, p. 4.)

C. **Lamellibranches.** — *a*) Bords du manteau et tentacules palléaux. — Le tentacule palléal postérieur impair de *Leda* est parfois à droite au lieu d'être à gauche, et dans *Yoldia hyperborea,* il est tantôt à droite, tantôt à gauche ([1]).

Un individu de *Pecten irradians* avait le lobe gauche du manteau manquant et le lobe droit dépourvu de tentacules,

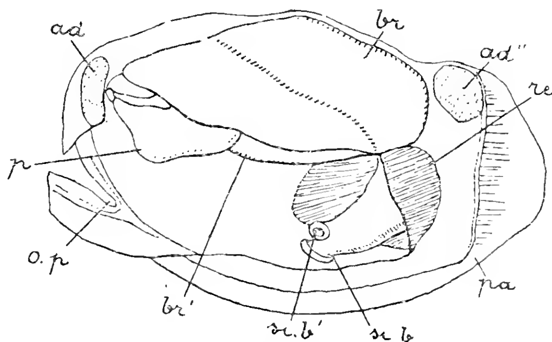


Fig. 62. — *Thracia papyracea,* individu avec le siphon branchial pourvu de deux ouvertures, vu du côté gauche. *br*, *br'*, branchies gauche et droite; *o. p*, orifice pédieux du manteau; *p*, pied; *pa*, manteau; *ré*, rétracteur siphonal gauche relevé; *si. b*, siphon branchial invaginé, avec deux orifices terminaux. — D'après Deshayes.

d'yeux et de pigment, le tout probablement par suite de traumatisme ([2]). De tels accidents déterminent, pendant la croissance ultérieure, des déformations du bord de la coquille.

Les tentacules du bord palléal sont en nombre variable suivant les individus, dans un grand nombre de Lamellibranches : par exemple chez *Galeomma turtoni,* de 6 à 10 de chaque côté ([3]);

([1]) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga.* (Siboga-Expédit., part. LIII *a*, 1911, respectivement pp. 5 et 6.)

([2]) Jackson, *Phylogeny of the Pelecypoda, the Aviculidae and their allies.* (Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. IV, 1890, p. 340.)

([3]) Forbes and Hanley, *History of British Mollusca and their Shells,* vol. II, 1853, p. 107 (9 ou 10). — Clark, *A History of the British marine testaceous Mollusca,* 1855, p. 72 (8 ou 9). — Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga,* p. 44 (6 ou 7).

chez *Tridacna elongata* (1) ; chez *Solenomya togata*, où ceux du bord antérieur du manteau (orifice pédieux) oscillent en nombre autour de 32 (2) ; une semblable variation existe dans l'espèce américaine *S. velum*, comme on peut en juger d'après les figures qui s'y rapportent (3).

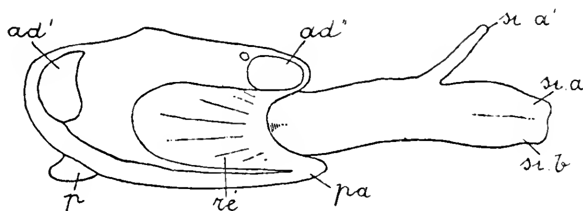


Fig. 63. — *Lutraria elliptica*, individu avec un siphon anal supplémentaire, vu du côté gauche. *ad'*, *ad''*, les deux adducteurs; *p*, pied; *pa*, manteau; *ré*, rétracteur siphonal; *si. a*, siphon anal; *si. a'*, siphon anal supplémentaire; *si. b*, siphon branchial. — D'après Anthony.

b) Siphons. — 1. *Multiplicité*. — Un *Thracia papyracea* a montré le siphon branchial bifurqué (à deux orifices) (fig. 62) (4); dans un *Lutraria elliptica*, le siphon anal était divisé en deux tubes d'inégal diamètre mais d'égale longueur (fig. 63) (5).

2. *Ornementation et tentacules des siphons*. — L'ornementation des siphons peut varier au sein d'une même espèce, comme par exemple chez *Donax trunculus*, où ces organes

---

(1) Vaillant, *Recherches sur la famille des Tridacnidés*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 5e série, t. IV, 1865, pp. 83 et 135.)

(2) Pelseneer, *Contribution à l'étude des Lamellibranches*. (Arch. Biol., t. XI, 1891, pl. IX, fig. 14 et 15.) — Stempell, *Zool. Jahrb. (Anat. and Ontog.)*, Bd XIII, 1899, p. 95.

(3) Morse, *Observations on living* Solenomya (velum *and* borealis). (Biol. Bull., vol. XXV, 1913, fig. 1, 2 et 7.)

(4) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie)*, pl. XXV*c*, fig. 1 et 2.

(5) Anthony, *Un cas de siphon supplémentaire chez une* Lutraria elliptica *Lmck*. (Arch. Zool. expér., 4e série, t. VII, 1907, p. 88.)

portent un nombre variable (6 à 8) de lignes longitudinales parfaitement symétriques (pour les variations de couleur, voir plus loin : Téguments en général, Variation de couleur, 4[bis]).

Les tentacules siphonaux varient en nombre et parfois en forme dans de très nombreuses espèces : autour de l'orifice branchial, il y en a de chaque côté 10 ou 11 chez *Solenomya togata*, tandis que les tentacules « anaux » y sont au nombre de 5 à 7 (1); il y a de 6 à 8 de ces derniers chez *S. velum* (2).

Dans les Siphonés proprement dits, l'inconstance de leur nombre est générale : *Cardium echinatum* en montre de 15 à 20 sur les deux siphons, *C. edule*, 12 ou 13 sur le siphon branchial, *C. nodosum*, 10 à 12 (3) ; *Mactra stultorum*, 12 à 16 au branchial, 14 à 20 à l'anal (4) ; *Tapes pullaster*, de 16 à 30 au siphon branchial, 20 à 30 à l'anal, *T. decussatus*, de 16 à 20 à l'anal (5) ; *Donax anatinus*, de 8 à 10 à l'anal (6) ; *Lucinopsis undata*, de 16 à 20 au siphon branchial, de 12 à 15 à l'anal (7) ; *Syndosmya prismatica*, de 5 à 7 à chaque siphon (8) ; *Corbula nucleus*, de 8 à 10 à chaque siphon (9) ; *Sphaenia binghami*, 5 ou 6 à chaque siphon (10) ; *Saxicava arctica*, 16 à 20 à chaque siphon (11) ; *Lutraria oblonga*, de 30 à 40 à l'anal (12) ; *Pholas dactylus*, 12 à 16 au branchial (13) ; *Solen ensis*, 5 ou 6 grands, au branchial, alternant avec des groupes

---

(1) Deshayes, *loc. cit.*, p. 116.
(2) Morse, *loc. cit.*, p. 272.
(3) Clark, *A History of the British marine testaceous Mollusca*, respectivement pp. 98, 100 et 101.
(4) *Ibid.*, p. 104.
(5) *Ibid.*, respectivement pp. 119 et 120.
(6) *Ibid.*, p. 122.
(7) *Ibid.*, respectivement pp. 133 et 134.
(8) *Ibid.*, p. 137.
(9) *Ibid.*, p. 149.
(10) *Ibid.*, p. 150.
(11) *Ibid.*, p. 161.
(12) *Ibid.*, p. 167.
(13) *Ibid.*, p. 175.

de 2 ou 3 plus petits (1); le nombre de tentacules siphonaux est également inconstant dans *Solen (Ensis) directus* (2).

Dans *Pisidium*, où il n'y a qu'un siphon (l'anal), les bords en sont, chez *P. nitidum*, plus *ou* moins plissés et crénelés (3).

c) Impressions musculaires palléales. — *Pandora rostrata* les montre composées de chaque côté, de 10 à 12 points d'impression musculaire (4). Dans *Tapes decussatus*, la sinuosité de l'impression palléale varie, en profondeur et en largeur, suivant les individus (5).

d) Saillie palléale intérieure. — Il arrive que le manteau présente sur sa face intérieure des protubérances plus ou moins saillantes: par exemple, chez *Anodonta cygnea*, il a été observé une « tumeur » pédonculée, à la face interne du lobe palléal gauche (6).

e) Muscles adducteurs. — Ils peuvent varier de taille, de forme et de position ; exemples :

1. Dans *Mytilus edulis (galloprovincialis)*, la grosseur de l'adducteur antérieur varie du simple au double dans des individus de même taille (7);

---

(1) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie)*, p. 141, pl. XI, fig. 2 (sans qu'il y ait toujours symétrie entre les deux côtés).

(2) Drew, *The Habits and Movements of the Razor-Shell Clam*, Ensis directus, *Con.* (Biol. Bull., vol. XII, 1907, p. 131.)

(3) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. II, p. 586.

(4) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie)*, p. 259.

(5) Deshayes, *Traité élémentaire de Conchyliologie*, t. I, p. 521.

(6) Williams, *A Tumour in the freshwater mussel* (Anodonta cygnea *Linn.*). (Journ. of Anat. and Physiol., vol. XXIV, 1890, p. 307.) — Collinge, *Note on a Tumour in* Anodonta cygnaea *Linn.* (Loc. cit., vol. XXV, 1890, p. 154.)

(7) List, *Die Mytiliden, Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Bd XXVII, 1902, p. 162.

2. L'adducteur postérieur de *Mytilus edulis* est quelquefois, en coupe, légèrement bilobé (1).

3. Divers Unionidés montrent la variabilité de situation des adducteurs, par les variations dans la position de leurs empreintes ou impressions sur la coquille (2).

D. **Céphalopodes.** — *a*) Chromatophores. — Ils présentent, dans la généralité des espèces, un nombre variable de noyaux et de prolongements contractiles : de 16 à 22 chez *Bolitaena sp.* (3) ; de 18 à 24 chez *Sepiola rondeleti* (4) ; de 16 à 20 ou même davantage chez *Loligo vulgaris* (5).

b) Nageoires. — 1. Variation du nombre des dents de la nageoire de *Ctenopteryx cyprinoïdes* (ou *fimbriatus*) : de 23 à 26 ou plus, sans qu'il ait toujours symétrie (6).

2. Variation dans l'insertion des nageoires : dans de nombreuses espèces de Décapodes, la situation des nageoires est soumise à des variations individuelles (7).

---

(1) Sabatier, *Anatomie de la moule commune.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 6e série, t. V, 1877, p. 12.)

(2) Downing, *Variation in the position of the adductor Muscles of* Anodonta grubei *Say*. (Amer. Natur., vol. XXXVI, 1902.)

(3) Chun, *Ueber die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden.* (Verhandl. deutsch. Zool. Gesellsch., 1902, p. 180.)

(4) Girod, *Recherches sur la peau des Céphalopodes.* (Arch. Zool. expér., 2e série, t. I, 1883, p. 241.)

(5) Boll, *Beiträge zur vergleichenden Histiologie der Molluskentypus.* (Arch. mikr. Anat., Suppl. Bd, 1869, pl. II, fig. 36 et 38.) — Klemensiewicz, *Beiträge zur Kenntniss des Farbenwechsels der Cephalopoden.* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd LXXVII, 1878, pl. I, fig. 17.)

(6) Joubin, *Note sur les Céphalopodes recueillis dans l'estomac d'un dauphin de la Méditerranée.* (Bull. Soc. Zool France, t. XIX, 1894, p. 66.) — Ashworth and Hoyle, *The species of* Ctenopteryx, *a genus of Dibranchiate Cephalopoda.* (Mem. and Proc. Manchester Liter. and Philos. Soc., vol. L, 1906, p. 4 [23 à gauche, 24 à droite].)

(7) Appellöf, *Bemerkungen über die auf der Norvegischen Nordmeer-Expedition (1876-1878) gesammelten Cephalopoden.* (Bergen Mus. Aarb., 1892.)

3. — TÊTE.

a) Fixation des gastropodes parasites. — *Entoconcha mirabilis* est normalement attaché (à un vaisseau du tube digestif de son hôte) par l'extrémité antérieure ou céphalique; tout à fait exceptionnellement, on a trouvé quelques individus attachés aussi par leur extrémité postérieure, dans la tête de leur hôte, à la paroi de la cavité du corps [1]. Chez *Enteroxenos östergreni*, la fixation a lieu très généralement à la partie antérieure du tube digestif de la Holothurie; exceptionnellement, des individus sont fixés au cloaque, au « poumon » aquatique ou à l'oviducte [2].

b) Dicéphalie. — Cette anomalie très rare n'a été signalée que deux fois seulement : chez *Limnaea auricularia* [3] et *Helix sp.* [4].

c) Tubercules frontaux ou préoculaires. — Leur nombre est variable suivant les individus, dans diverses espèces de *Pterotrachaea* [5].

d) Voile frontal des nudibranches. — Les digitations ou tentacules de ce voile varient de nombre suivant les exemplaires,

---

(1) Müller, *Ueber* Synapta digitata *und die Erzeugung von Schnecken in Holothurien.* Berlin, 1852, p. 7. — Baur, *Beiträge zur Naturgeschichte der* Synapta digitata. *Die Eingeweideschnecke* (Helicosyrinx parasita) *in der Leibeshöhle der* Synapta digitata. (Nova Acta Acad. Léop. Carol., Bd XXXI, 1864.)

(2) Bonnevie, Enteroxenos östergreni, *ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropod.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XV, 1902, p. 733.)

(3) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France,* t. I, pp. 324 et 325.

(4) Germain, *Mollusques de France et des régions voisines;* t. II : *Pulmonés et Prosobranches terrestres et fluviatiles.* Paris, 1913, p. 19. — J'ignore ce qu'est le « double » *Campeloma* signalé il y a quelques années : Mac Curdy, *Note on a double Snail :* Campeloma (decessa Say). (11th Rep. Michigan Acad. Sci., 1909, p. 119.)

(5) Tesch, *Die Heteropoden der Siboga-Expedition.* (Siboga Expeditie, part LI, 1906, pp. 31, 34 et 36.)

dans bien des espèces; ainsi, chez *Polycera quadrilineata*, leur nombre habituel est 4, mais il peut n'être que 1, 2 ou 3 ([1]), ou, d'autre part, il peut monter jusqu'à 13, en présentant tous les intermédiaires entre ces deux extrèmes ([2]); chez *Triopa clavigera*, le nombre en est également inconstant ([3]); enfin, *Bornella digitata* possède de chaque còté de la bouche 10 à 12 digitations ([4]).

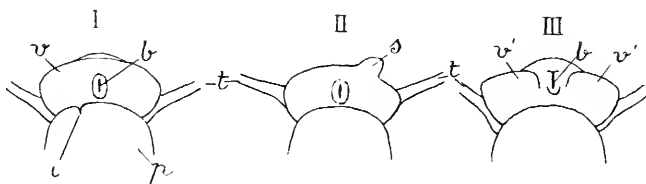


Fig. 64. — *Physa fontinalis*, partie antérieure, vue ventralement, de trois individus différents : I, normal quant à la tête; II, anormal, avec, à gauche, une saillie aplatie du bord antérieur du voile buccal; III, anormal, avec une solution de continuité au bord antérieur du voile buccal, devant la bouche. *b*, bouche; *i*, incision du bord antérieur du pied; *p*, pied; *s*, saillie céphalique; *t*, tentacule; *v*, voile buccal; *v'*, les deux moitiés du voile buccal. — Original.

e) Voile buccal des Pulmonés basommatophores. — Il peut présenter des variations de forme telles qu'un lobe saillant ou une solution de continuité; par exemple, dans *Physa fontinalis* : un individu avait à gauche un lobe antérieur aplati (fig. 64, II); un autre présentait sur la ligne médiane une interruption du bord antérieur, par laquelle le voile buccal était divisé en deux lobes distincts, entre lesquels la bouche s'étendait plus en avant que de coutume (fig. 64, III).

([1]) Alder and Hancock, *loc. cit.*, fam. 1, pl. XXII.

([2]) Elmhirst, *Notes on Nudibranchiate Molluscs.* (Ann. Scott. Nat. Hist., 1908, p. 230.)

([3]) Hecht, *Contribution à l'étude des Nudibranches.* (Mém. Soc. Zool. France, t. VIII, 1896, p. 19.)

([4]) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranches de la mer Rouge et du golfe d'Aden.* II. (Ann. Faculté Sci. Marseille, t. XX, 1912, p. 97.)

Dans un *Planorbis corneus*, il y avait, comme chez ce dernier *Physa*, une incision au bord antérieur du voile; mais elle était latérale au lieu d'être médiane (observation personnelle).

Ce voile buccal peut d'ailleurs être plus ou moins large, notamment dans *Physa fontinalis*, avec tous les intermédiaires entre la variation la plus large et la variation la plus étroite.

f) Lobes cervicaux des rhipidoglosses. — Plusieurs espèces présentent sous ces lobes cervicaux un nombre inconstant d'appendices; ainsi il a été observé une fois deux appendices au lieu d'un seul chez *Trochus magus* et chez *T. cinerarius*, et une fois trois au lieu de deux dans *Margarita cinerea* (dans les trois cas à gauche) [1]; ce nombre est également variable chez *Photinula violacea*, et sous le lobe droit, oscille autour de trois [2].

Le bord de ces lobes cervicaux peut être découpé d'une façon variable aussi : chez *Phasianella pulla*, en 12 à 15 dents à droite, en 8 à 10 dents à gauche [3]; chez *Trochus lineatus*, en 8 à 10 dents [4].

g) Tentacules. — 1. *Asymétrie.* — Quelques individus ont été observés avec un tentacule intact plus long que l'autre : chez *Terebellum subulatum* [5], *Pleurobranchus cornutus* [6], *Helix*

---

(1) Pelseneer, *Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques.* (Mém. cour. Acad. Belg., t. LVII, 1899, p. 46.)

(2) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches).* (Résult. Voy Belgica, p. 39.)

(3) Clark, *loc. cit.*, pp. 516 et 517.

(4) *Ibid.*, p. 309.

(5) Bergh, *Beiträge zur Kenntniss der Strombiden, besondere der Gattung* Terebellum. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd VIII, 1895, p 370 [le gauche le plus long].)

(6) Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*, t. II, p. 298 (le gauche le plus long).

rufescens (1), *Helix pomatia* (2); il est possible toutefois que divers de ces cas soient le résultat d'une régénération, d'autant plus que j'ai constaté qu'il en est bien ainsi dans *Nassa reticulata* et dans *Purpura lapillus*, au cours de recherches sur la régénération naturelle; chez chacun des deux, c'était le droit, plus exposé, qui était souvent mutilé et régénéré (3).

2. *Division ou multiplication.* — Un tentacule céphalique de Gastropode peut être fourchu plus ou moins loin de son sommet et même jusqu'à sa base; il arrive que le phénomène se présente des deux côtés à la fois, et le Gastropode paraît alors avoir une paire supplémentaire de tentacules : cette « double » duplication a été signalée jadis chez *Subemarginula clausa* (4) et *Limnaea stagnalis* (5) (fig. 65); je l'ai observée moi-même sur *Patella vulgata* (fig. 66) (6).

Mais le plus souvent, c'est d'un seul côté que le tentacule est branchu; et exceptionnellement, le tentacule supplémentaire est distant du normal : comme par exemple dans un *Patella vulgata* (7) (fig. 67) ou un *Littorina obtusata* (8).

---

(1) CLESSIN, *Ueber Missbildungen der Mollusken und ihrer Gehäuse.* (XXII BER. NATURHIST. VER. AUGSBURG, 1873, p. 37 [le droit le plus long].)

(2) YUNG, *Anatomie et malformations du grand tentacule de l'Escargot.* (REV. SUISSE ZOOL., vol. XIX, 1911, pl. IX, fig. 18 et 22 [droit ou gauche].)

(3) Le gauche est en effet en partie couvert par le bord gauche (arrondi) du siphon coquillier, tandis que le droit fait saillie sous le bord tranchant de l'ouverture coquillière; de sorte que, au cas d'une très brusque contraction du muscle columellaire, appliquant la coquille sur le substratum rocheux, ce tentacule droit peut être coupé par ce bord tranchant.

(4) FISCHER, *Observations anatomiques sur des Mollusques peu connus.* (JOURN. DE CONCH., t. V, 1856, p. 230 [figure reproduite dans : *Manuel de Conchyliologie* du même auteur, p. 108].)

(5) COLLIN, *Sur la* Limnaea stagnalis *et sur ses variétés observées en Belgique.* (ANN. SOC. MALAC. BELG., t. VIII, 1873, p. 82, pl. IV, fig. 1 [bifurcation du nerf].)

(6) PELSENEER, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches).* (RÉSULT. EXPÉD. BELGICA, 1903, p. 40.)

(7) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 40.

(8) DUPREY, fide JEFFREYS, *Proc. Zool. Soc. London*, 1883, p. 112 (un tentacule supplémentaire médian et bifide).



Fig. 65. — *Limnaea stagnalis,* tête d'un individu à tentacules bifurqués, vue dorsale. — D'après Collin.

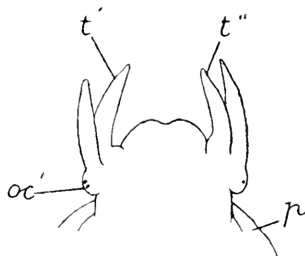


Fig. 66. — *Patella vulgata,* partie antérieure d'un individu à tentacule bifurqué à droite et à gauche, et avec deux yeux à gauche; vue dorsale. *oc'*, œil supplémentaire gauche; *p*, pied; *t'*, *t''*, tentacules supplémentaires. — D'après Pelseneer (1903).

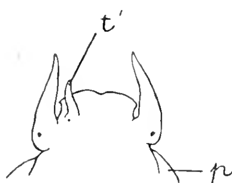


Fig. 67. — *Patella vulgata,* partie antérieure d'un spécimen avec un tentacule supplémentaire à gauche; vue dorsale. *p*, pied; *t'*, tentacule supplémentaire. — D'après Pelseneer (1903).

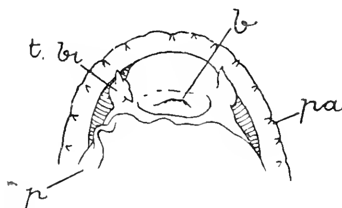


Fig. 68. — *Nacella aenea,* partie antérieure, vue ventralement, d'un exemplaire présentant le tentacule droit bifurqué à l'extrémité. *b*, bouche; *p*, pied; *pa*, manteau; *t. bi*, tentacule bifurqué. — D'après Pelseneer (1903).



Fig. 69. — *Littorina littorea,* tentacule droit bifurqué, vu du dessus. — Original.

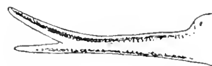


Fig. 70. — *Littorina rudis,* tentacule droit bifurqué, vu du dessus. — Original.

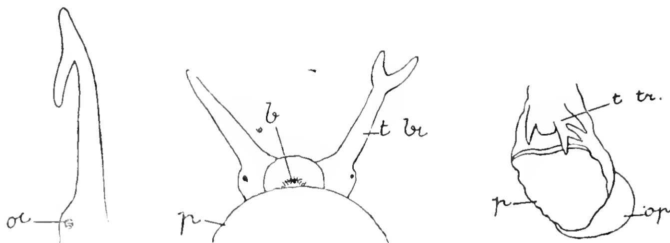


Fig. 71. — *Littorina obtusata,* spécimens présentant des variations affectant les tentacules : I, tentacule gauche branchu, vu dorsalement. Original. — II, partie antérieure d'un individu à tentacule gauche bifide, vue ventrale : *b*, bouche; *p*, pied; *t. bi*, tentacule bifide. Original. — III, tête et pied d'un spécimen dont le tentacule gauche est trifurqué, vue antérieure : *op*, opercule; *p*, pied; *t. tr*, tentacule trifide. — D'après Pelseneer (1891).

Un tentacule simplement bifurqué a été observé dans *Nacella aenea* (fig. 68) ([1]) ; chez *Patella vulgata*, il a été rencontré de nombreux cas de tentacules plus ou moins profondément bifurqués ([2]).

Parmi les Taenioglosses, cette variation a surtout été remarquée sur des *Littorina* : *L. littorea* a montré une fois le tentacule droit offrant une branche au côté intérieur (fig. 69) ; *L. rudis* m'a présenté cinq cas de bifurcation, tous assez analogues (fig. 70) ; enfin, dans *L. obtusata*, j'ai trouvé trois individus à tentacule bifide (deux fois à gauche, l'un d'eux ayant la branche supplémentaire dirigée en arrière, fig. 71, I et II), et en outre, il y a été observé une fois un spécimen à tentacule trifurqué ([3]), (fig. 71, III), ainsi qu'un autre pourvu d'un tentacule médian bifide ([4]).

Un *Cyclophorus sp.* a été rencontré avec un tentacule bifurqué ([5]), ainsi qu'un *Ampullaria gigas* ([6]), et un *Oncidiopsis corys* ([7]) où la branche supplémentaire était dirigée en arrière (fig. 156, plus loin).

Parmi les Rachiglosses, il a été rencontré des tentacules branchus : chez *Purpura lapillus* (fig. 277, plus loin), à la suite de régénération ; chez *Nassa obsoleta* : une fois bifurqué, une

---

([1]) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 39, pl. IV, fig. 34.

([2]) Fischer, *Note sur une monstruosité de l'animal du* Patella vulgata. (Journ. de Conch., t. XII, 1864, p. 69 ; et *Manuel de Conchyliologie*, p. 108, fig. 103 [d'après Bert].) — Pelseneer, *loc. cit.*, p. 40, pl. IV, fig. 34 à 37.

([3]) Pelseneer, *Sur l'œil de quelques Mollusques Gastropodes*. (Ann. Soc. belge Microscop., t. XVI, 1891, p. 74.)

([4]) Duprey, in Jeffreys, *loc. cit.*, p. 112.

([5]) Peile, in Sykes, *Variation in recent Mollusca*. (Proc. Malac. Soc. London, vol. VI, 1905, p. 255, fig.)

([6]) Koehler, *Regenerieren Süsswasserschnecken verloren gegangene Fühler ?* (Blätt. f. Aquar. und Terrarienkunde, Bd XIII, 1906.)

([7]) Balch, *Proliferation of Eyes on an anormal Tentacle of a new Species of marine Gastropod*. (Science, 2e série, vol. XXXI, 1910.)

fois trifurqué, [1]; chez *N. mutabilis* [2]; et chez *Nassa reticulata* [3] : dans cette dernière espèce, j'ai observé moi-même deux fois le tentacule gauche bifurqué au delà de l'œil (fig. 72); une seule fois, dans la même espèce, il m'est arrivé de trouver un individu pourvu, à droite, d'un second tentacule, distant du premier, postérieur à lui et pourvu comme l'autre d'un œil normal (fig. 73).

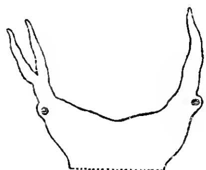


Fig. 72. — *Nassa reticulata*, tête d'un exemplaire à tentacule gauche bifurqué, vue dorsale. — Original.

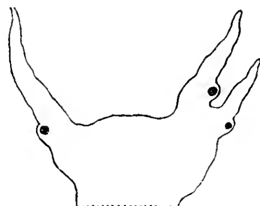


Fig. 73. — *Nassa reticulata*, tête d'un individu à tentacule supplémentaire du côté droit, vue dorsale. — Original.

On connait aussi plusieurs exemples d'Opisthobranches à tentacules branchus, soit tentacule antérieur ou labial, soit tentacule postérieur ou rhinophore : ainsi *Eolis papillosa* et *E. coronata* ont montré des cas de tentacules labiaux bifides ou trifides (fig. 74) [4]; on a rencontré également un *Chromodoris elegans* à rhinophore bifurqué (fig. 75) [5] et un *Triopa claviger* à rhinophore trifurqué [6].

---

[1] Dimon, respectivement *Quantitative Study of the Effect of environment upon the Forms of* Nassa obsoleta *and* N. trivittata *from Cold Spring Harbor, Long Island* (Biometrika, vol. II, 1902, p. 33, fig. 4); et *The Mud Snail* (Cold Spring Harbor Monographs, vol. V, 1905, pl. I, fig. 6).

[2] Hanko, *Ueber Missbildungen bei* Nassa mutabilis (*L.*). (Zool. Anz., Bd XXXIX. 1912, p. 721, fig. 3, 4 et 5.)

[3] Jeffreys, *British Conchology*, vol. IV, p. 350.

[4] Hecht, *loc. cit.*, p. 19, pl. II, fig. 13.

[5] Vayssière, *Une anomalie tentaculaire chez un* Chromodoris elegans *Cantr.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 9e série, t. X, 1909, p. 109, pl. VIII, fig. 17 et 18.)

[6] Fischer, *Note sur une monstruosité du* Triopa claviger. (Journ. de Conch., 1888, p. 131 [rhinophore droit].)

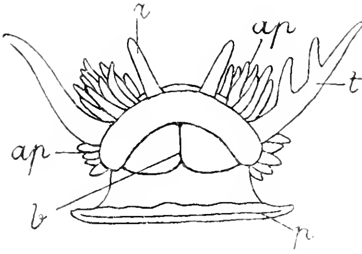


Fig. 74. — *Eolis papillosa,* partie antérieure d'un individu dont le tentacule antérieur gauche est trifurqué, vue orale. *ap*, appendices dorsaux; *b*, bouche; *p*, pied; *r*, rhinophore; *t*, tentacule. — D'après Hecht.

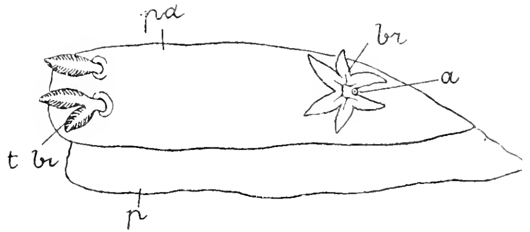


Fig. 75. — *Chromodoris elegans*, vu du côté gauche. *a*, anus; *br*, branchie; *p*, pied; *pa*, manteau; *t. bi*, tentacule postérieur (rhinophore) gauche bifide. — D'après Vayssière.

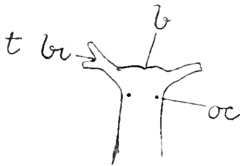


Fig. 76. — *Elysia viridis*, tête d'un individu anormal, vue dorsale. *b*, bouche; *oc*, œil; *t. bi*, tentacule gauche bifurqué. — Original.

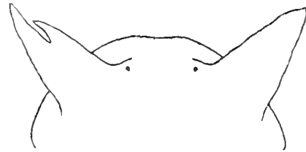


Fig. 77. — *Limnaea (Amphipeplea) glutinosa*, tête d'un individu à tentacule gauche bifide, vue dorsale. — Original.

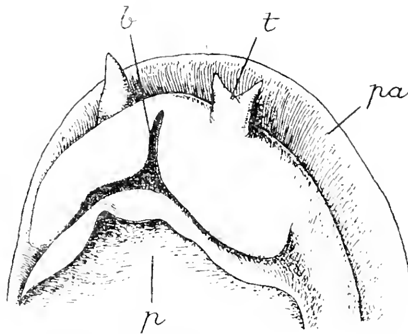


Fig. 78. — *Latia neritoides*, partie antérieure, vue ventrale. *b*, bouche; *p*, pied; *pa*, manteau; *t*, tentacule gauche bifide. — Original.

On a encore trouvé un *Eolis rufibranchialis* à rhinophore branchu ([1]), deux *E. coronata* et un *Polycera quadrilineata* dont le rhinophore présentait un petit prolongement latéral ([2]) ; enfin, j'ai observé un *Elysia viridis* dont le rhinophore gauche était bifurqué (fig. 76).

Chez les Pulmonés, les exemples sont nombreux : *Pedipes afer*, à tentacule droit bifide ([3]); *Limnaea (Amphipeplea) glutinosa* à tentacule bifurqué ([4]) : j'en ai rencontré un (fig. 77) ; *Limnaea stagnalis* a présenté plusieurs fois cette bifurcation, même exceptionnellement des deux côtés (voir ci-dessus, p. 110, fig. 65) ; ce phénomène est parfois le résultat d'une régénération après traumatisme ([5]), de même que chez *Planorbis corneus*, où il s'est produit une fois, de cette manière, un tentacule trifide ([6]).

Un *Planorbis contortus* ([7]) et un *Ancylus* ont été indiqués avec un tentacule bifurqué ([8]), et la même particularité a encore été observée par moi sur un *Latia neritoides* (fig. 78).

Un *Physa acuta* a montré son tentacule gauche bifide ([9]); et chez *P. fontinalis*, j'ai rencontré plusieurs cas différents

---

(1) ALDER and HANCOCK, *loc. cit.*, p. 26.

(2) HECHT, *loc. cit.*, p. 19.

(3) SIMROTH, *Bronn's Tierreich*, Bd III, 3. Abth., 1909, p. 93, fig. 4*a*.

(4) DESMOULINS, in FISCHER, *Note sur une monstruosité de l'animal du* Patella vulgata. (LOC. CIT., p. 90.)

(5) MEGUSAR, *Regeneration der Tentakel und des Auges bei der Spitzschlammschnecke* (Limnaea stagnalis L.). (ARCH. ENTWICKL.-MECH., Bd XXV, 1907, pl. IV, fig. 4*a* et 5.)

(6) CERNY, *Versuche über Regeneration bei Süsswasser- und Nacktschnecken.* (ARCH. ENTWICKL.-MECH., Bd XXIII, 1907, pl. XXI, fig. 2.) — TECHOW, *Missbildungen bei der Fühlerregeneration von Süsswasserschnecken.* ZOOL. ANZ., Bd XXXV, 1910, p. 322, fig. 2*a*.)

(7) DESMOULINS, in MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 322.

(8) SYKES, *Variation in recent Mollusca.* (LOC. CIT., p. 255.)

(9) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 322, pl. XXXII, fig. 15.

de bifurcation, trois du côté droit, un du côté gauche; ce dernier avait le tentacule branchu vers son extrémité libre, la branche extérieure étant la plus petite (fig. 35); parmi les trois autres, le premier avait aussi le tentacule bifide vers l'extrémité, mais avec deux branches subégales (fig. 79), le second avait le tentacule droit bifurqué vers sa base, la branche antérieure

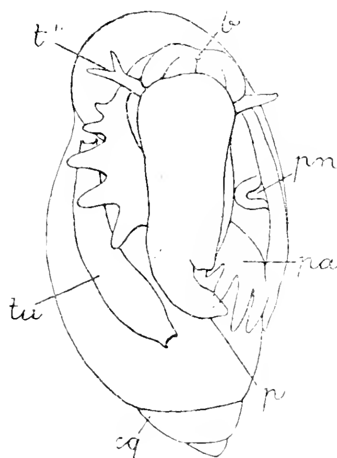


FIG. 79. — *Physa fontinalis*, vue ventrale. *b*, bouche; *cq*, coquille; *p*, pied rongé postérieurement par une larve commensale de *Chironomus*; *pa*, manteau; *pn*, pneumostome; *t''*, tentacule droit bifide; *tu*, tube de la larve de Chironome fixé sur la coquille. — Original.

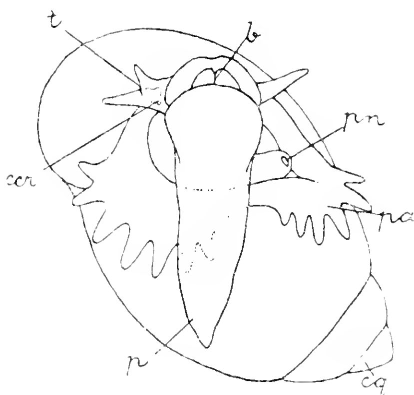


FIG. 80. — *Physa fontinalis*, vue ventrale. Mêmes lettres que pour la figure 79 ci-contre avec la même signification; *cr*, concrétion. — Original.

étant la plus petite, et la base commune, très forte, sans l'œil, présentant dans l'intérieur une grosse concrétion irrégulière (fig. 80 et 162); le troisième était pareil au précédent quant à la conformation extérieure, mais à petite branche moins développée.

Parmi les Pulmonés Stylommatophores, c'est le tentacule

postérieur qui s'est montré parfois bifurqué : notamment chez *Helix hortensis* (fig. 160, plus loin) (1), *Helix lapicida* (2), *Helix pomatia* (3), *Clausilia bidens* (4).

Il n'y a qu'un seul exemple connu jusqu'ici de tentacule antérieur fourchu dans les Stylommatophores : un *Helix nemoralis* avait le tentacule antérieur de droite bifurqué, à branche droite plus grande (le tentacule gauche étant une simple protubérance rétractile) (5).

3. *Tentacules soudés.* — Cette variation se manifeste sur les tentacules postérieurs des Euthyneures (ommatophores des Pulmonés Stylommatophores et rhinophores des Nudibranches); elle a été rencontrée dans : *Limax agrestis* (6), *Limax maximus* (7), *Vitrina major* (8), *Helix hispida* (9), *Helix*

---

(1) GUIGNON, Helix hortensis *avec ommatophore dichotomée.* (FEUILLE JEUN. NATUR., 26e année, 1896, p. 240, fig. [avec deux yeux].) — WIEGMANN, *Die Verdoppelung eines Auges bei einer* Helix. (NACHRICHTSBL. MALKOZOOL. GESELLSCH., XXXVII Jahrg., 1905, pp. 35 et 37, fig. [avec bifurcation du nerf].)

(2) VAN DEN BROECK, *Excursions, découvertes et observations malacologiques faites en Belgique pendant l'année 1870.* (ANN. SOC. MALACOL. BELG., vol. V, 1871, p. 29, pl. II, fig. 4 [un seul œil, bifurcation du nerf olfactif et second renflement ganglionnaire dans un second bouton saillant].)

(3) YUNG, *Anatomie et malformations du grand tentacule de l'Escargot.* (LOC. CIT., p. 375, fig. 25 et 29 [bifurcation à l'extrémité; un œil seulement].)

(4) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 322.

(5) ARKELL, *Tentacular abnormality in* Helix nemoralis. (JOURN. OF CONCH., vol. XIV, 1915, p. 363, fig.)

(6) FORBES and HANLEY, *History of the British Mollusca and their Shells*, vol. IV; 1853, p. 258, pl. www, et vol. I, pl. jjj, fig. 4 (deux yeux sur le tentacule unique, formé par la soudure de deux).

(7) FISCHER, *Quelques mots sur la tératologie conchyliologique.* (JOURN. DE CONCH., t. VII, 1858, p. 237.)

(8) DE L'HÔPITAL, in FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, p. 108, fig. 104 (deux yeux).

(9) G. ROBERTS. *Sci. Gossip*, vol. XXII, 1886, p. 259 (deux tentacules adhérents l'un à l'autre jusqu'à leur extrémité).

nemoralis (¹) (fig. 81), *Helix lutescens* (variété de *caperata*) (²).

Il faut sans aucun doute rapporter à cette variation les deux cas connus de rhinophore médian unique chez un Nudibranche : *Eolis papillosa* à rhinophore unique médian (³) et *Eolis coronata* (?) à rhinophore unique au milieu de la nuque, mais fourchu à l'extrémité (⁴).

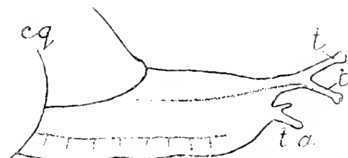


Fig. 81. — *Helix nemoralis*, partie antérieure d'un exemplaire à tentacules postérieurs partiellement soudés : vue du côté droit. *cq*, coquille; *t* et *t'*, les deux tentacules postérieurs naissant d'un fût commun; *t. a*, tentacule antérieur droit, bifurqué. — D'après Arkell.

Il se peut que dans certains cas cette soudure soit due à une régénération : on a constaté, en effet, que l'ablation simultanée des deux tentacules postérieurs chez un *Helix* a parfois pour résultat la régénération d'un tentacule unique médian, éventuellement pourvu de deux yeux (⁵) (fig. 276, plus loin).

(¹) Hoffmann, *Beiträge zur Teratologie der Schnecken.* (Zool. Anz., Bd XXXIX, 1912, p. 254, fig. 2 et 3 [un seul tentacule postérieur, bifurqué à l'extrémité libre].) — Un autre exemplaire avait cette paire postérieure de tentacules unie sur la moitié de la longueur, depuis la base : Arkell, *Tentacular abnormality in* Helix nemoralis. (Loc. cit., p. 363, fig.)

(²) Roemer (Natur und Haus, Ill. Zeitschr. Naturfr., 1903 : tentacules soudés par leur partie inférieure).

(³) Peach, in Alder and Hancock, *loc. cit.*, p. 26.

(⁴) Dalyell, fide Alder and Hancock, *loc. cit.*

(⁵) Bonnet, *Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie*, t. V, 1re partie, 1781, p. 278, fig. 15 (un seul tentacule, gros, avec deux yeux et deux nerfs optiques [*H. pomatia*].) — Carrière, *Studien über die Regenerationserscheinungen bei Wirbellosen.* I. *Die Regeneration bei den Pulmonaten.* Würzburg, 1880, fig. 11 (*H. fruticum*), fig. 12 (*H. nemoralis* : deux yeux). — Techow, *Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden* (Arch. Entwickl.-mech., Bd XXXI, 1911, p. 377); et *Missbildungen bei der Fühlerregeneration von Süsswasserschnecken* (Zool. Anz., Bd XXXV, 1910 [*H. arbustorum*]).

4. *Tentacules nuls.* — Des exemplaires de *Nassa mutabilis* (1), de *Nassa reticulata* et de *Purpura lapillus* (2) ont été rencontrés pourvu d'un seul tentacule; chez *Cymbuliopsis calceola*, un tentacule est parfois absent, sans qu'il reste trace de nerf et de muscle (3); un *Aplysiella petalifera* manquait d'un des tentacules postérieurs (4) et un *Tritonia plebeia* était privé de son tentacule postérieur droit et du ganglion rhinophorique (5).

Dans un *Eolis papillosa* manquaient simultanément le tentacule labial ou antérieur droit et le rhinophore gauche, dans un autre, un tentacule labial seul (6); et un petit *Eolis sp.* (à appendices dorsaux roux) manquait complètement de rhinophores (fig. 82). Enfin, il a été trouvé une fois un *Limax laevis* dont les tentacules étaient nuls (7).

5. *Variation de forme.* — Des tentacules noueux (présentant des renflements en grains de chapelet, plus ou moins nombreux) ont été observés dans divers Pulmonés, au moins : *Helix pomatia* (8), *Physa fontinalis, Planorbis corneus, P. complanatus* (9).

Des tentacules en massue (ou à renflement ovoïde terminal) ont été rencontrés dans diverses espèces, notamment chez *Planorbis corneus* et *Physa fontinalis* (10).

---

(1) Hanko, *Ueber Missbildungen bei* Nassa mutabilis (L.). (Loc. cit., p. 722, fig. 7.)

(2) Observations personnelles.

(3) Peck, *On the Anatomy and Histology of* Cymbuliopsis calceola. (Loc. cit., p. 2.)

(4) Pelseneer, *Recherches sur divers Opisthobranches.* (Loc. cit., p. 36, note 5.)

(5) *Ibid.*, p. 36, note 5.

(6) Hecht, *loc. cit.*, p. 19.

(7) Baudon, *Troisième catalogue de Mollusques vivants du Département de l'Oise.* (Journ. de Conch., t. XXXII, 1884, p. 240.)

(8) Yung, *loc. cit.*, fig. 23 et 24*a*.

(9) Observations personnelles.

(10) Observations personnelles.

Des tentacules coudés ou curvilignes d'une façon permanente (au lieu d'être rectilignes et souples comme normalement) ont été constatés dans un assez grand nombre d'espèces : par exemple, chez *Nassa mutabilis* (1), *Limnaea stagnalis* (2),

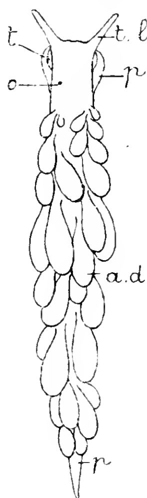


Fig. 82. — *Eolis sp.*, individu sans rhinophores, ni trace de régénération de ces organes; vue dorsale. *a. d*, appendices dorsaux; *o*, œil; *p*, pied; *t*, tête; *t. l*, tentacule labial. — Original.

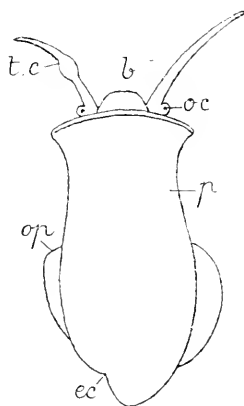


Fig. 82bis. — *Bythinia tentaculata*, individu à tentacule droit coudé, vu ventralement. *b*, bouche; *ec*. échancrure postérieure du pied; *oc*, œil; *p*, pied; *t. c*, tentacule coudé. — Original.

Helix pomatia (3), *Trochus umbilicaris*, *Nassa reticulata*, *Physa fontinalis*, *Bythinia tentaculata*, chez ce dernier, avec un renflement entre la portion terminale coudée et la partie basale (observations personnelles) (fig. 82bis).

---

(1) Hanko, *Ueber Missbildungen bei* Nassa mutabilis. (Loc. cit., p. 722, fig. 6.)

(2) Bauer, *Missbildungen an den Fühlern von Wasserschnecken*. (Zool. Anz., Bd XXXII, 1908, p. 773.)

(3) Yung, *loc. cit.*, fig. 26.

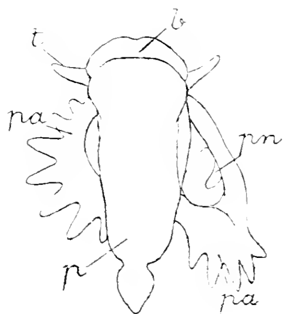


Fig. 83. — *Physa fontinalis*, exemplaire avec étranglement postérieur du pied; vue ventrale (coquille non représentée). *b*, bouche; *p*, pied; *pa*, manteau; *pn*, pneumostome; *t*, tentacule droit. — Original.

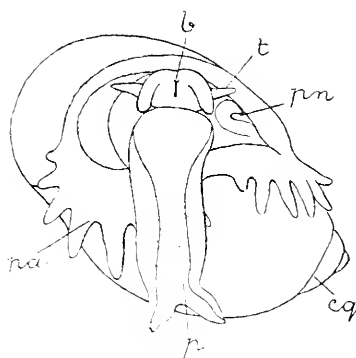


Fig. 85. — *Physa fontinalis* à pied plus fortement divisé en arrière; vue ventrale. *b*, bouche; autres lettres comme dans la figure précédente. — Original.

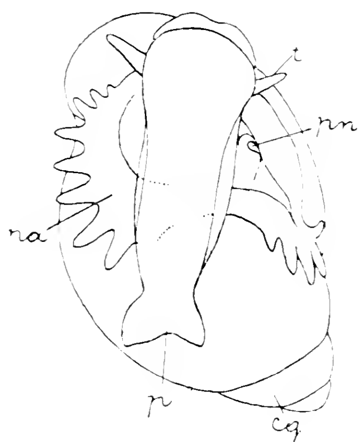


Fig. 84. — *Physa fontinalis*, individu avec le pied bifurqué postérieurement: vue ventrale. *c*, coquille; *p*, pied; *pa*, manteau; *pn*, pneumostome: *t*, tentacule. — Original.



Fig. 86. — *Physa fontinalis* à pied bifurqué postérieurement et dont l'une des branches est elle-même divisée; vue ventrale. Lettres comme dans les figures précédentes. — Original.

4. — PIED.

A. **Gastropodes.** — *a*) Bord antérieur. — Il peut présenter parfois une incision plus ou moins profonde, perpendiculaire ou légèrement oblique, par exemple dans *Physa fontinalis* (fig. 64, I, plus haut); ses saillies antérieures latérales peuvent être parfois divisées : par exemple dans *Nassa mutabilis* (1) et dans des Nudibranches (parmi les Éolidiens surtout).

b) Pointe postérieure. — Elle peut être étranglée, par exemple chez *Physa fontinalis* (fig. 83); échancrée d'un côté de la ligne médiane dans *Bythinia tentaculata* (fig. 82bis); elle peut parfois présenter une direction insolite, comme par exemple dans un jeune *Limax flavus*, où elle était étroite et récurrente en avant, vers la droite (2).

La pointe postérieure du pied a été rencontrée bifurquée, à deux branches plus ou moins égales, en forme de « nageoire de cétacé », chez *Physa fontinalis*, trois fois sur un bon millier d'individus (fig. 84 et 85); une autre fois, la branche gauche était elle-même bifurquée (fig. 86). Sur un cinquième spécimen, la bifurcation était très asymétrique, et la branche droite était beaucoup plus petite et antérieure, l'autre paraissant être la pointe normale, dans l'axe du pied (fig. 40, p. 81) (observations personnelles).

c) Tentacules postérieurs des *Nassa* (normalement au nombre de deux, indivis). — Ils présentent des variations de nombre, de forme, etc., par exemple : dans *Nassa mutabilis* (3), où de

(1) Hanko, *loc. cit.*, p. 721, fig. 1 et 2.
(2) Simroth, *Neue Beiträge zur Kenntniss der Kaukasischen Nacktschneckenfauna.* (Mitt. Kaukas. Mus. [Saint-Petersbourg], Bd VI, 1912, pl. VI, fig. 14.)
(3) Hanko, *loc. cit.*, pp. 722 et 723, fig. 12 à 21.

telles variations se produisent parfois après régénération; également dans *N. reticulata* (fig. 87) :

1. *Variation dans le nombre.* — Sur 736 individus, plus de 30 n'avaient qu'un seul tentacule pédieux postérieur; celui-ci était parfois asymétrique, auquel cas il y avait eu vraisemblablement amputation de l'autre (car il s'observe des exemples de régénération démontrée par l'inégalité de taille et de pigmen-

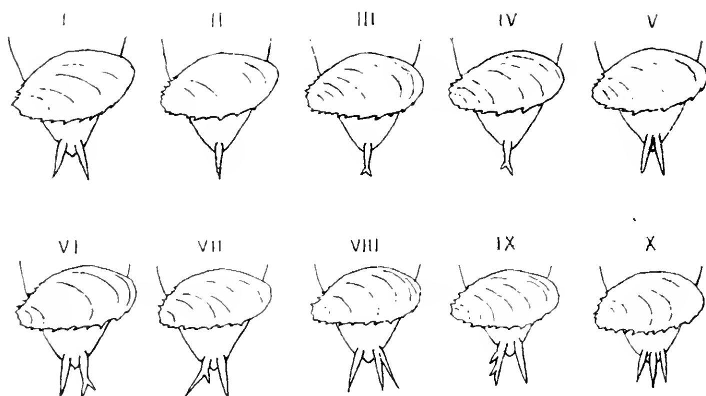


FIG. 87. — *Nassa reticulata*, partie postérieure du pied avec différentes variations des tentacules pédieux postérieurs; vue dorsale. I, disposition normale; II, tentacule médian indivis; III et IV, tentacule médian bifide asymétrique; V, tentacules médians contigus; VI, tentacule droit bifide asymétrique; VII, tentacule gauche bifide asymétrique; VIII, tentacule droit bifide symétrique; IX, tentacule gauche trifurqué; X, troisième tentacule médian supplémentaire. — Original.

tation des deux appendices); mais, le plus souvent, le tentacule unique était médian (fig. 87, II); deux fois, ce tentacule médian était bifurqué au bout, symétriquement (III) ou asymétriquement (IV). — Une seule fois, j'ai rencontré un spécimen avec trois tentacules pédieux, dont un médian (X), et sept fois, j'ai constaté l'absence totale de ces appareils (le plus souvent comme conséquence d'une ablation).

2. *Variation dans la distance mutuelle.* — Dans un seul cas, les deux tentacules étaient strictement contigus (fig. 87, V);

3. *Variation dans la forme.* — Trois exemplaires présentaient un tentacule pédieux postérieur branchu ; l'un à droite, vers le bout libre, les deux branches étant asymétriques (VI) ; un deuxième, à gauche, vers la base, à branches également asymétriques (VII) ; enfin, le troisième, à droite, avec deux ramifications symétriques, dès la base (VIII). Un seul individu de cette espèce montrait un tentacule trifurqué, à gauche, avec les deux rameaux supplémentaires au côté extérieur (IX).

d) Appendice filiforme caudal des pterotrachaea. — Il présente, suivant les individus dans la plupart des espèces, de nombreuses différences quant à la longueur ou quant au nombre des renflements (1) ; de même, son aspect est variable dans *Firoloides kowalevskii* (2).

e) Ventouse pédieuse des hétéropodes. — Bien que la ventouse pédieuse soit un caractère sexuel des mâles, dans la famille des Pterotrachaeidae, il a été rencontré des femelles pourvues de cet appareil : chez *Pterotrachaea coronata* (3) et chez *Firoloides lesueuri* (4).

f) Arête dorsale médiane (« keel-line » du dos du pied). — Elle a été observée discontinue, en deux moitiés, dont l'antérieure oblique plus vers la droite, chez un *Limax cinereo-niger* (5).

g) Appendice anormal postérieur de la face dorsale du pied. — Un cylindre charnu, obliquant vers la gauche, a été rencontré

---

(1) Leuckart, *Zoologische Untersuchungen*. Heft III, 1854, p. 6. — Gegenbaur, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*. 1855, p. 156.

(2) Tesch, *Die Heteropoden der Siboga-Expeditie*. (Rés. Exp. Siboga, part. LI, 1906, p. 55.)

(3) Fewkes, *The sucker on the fin of the Heteropods is not a sexual characteristic*. (Amer. Natur., vol. XVII, 1883, p. 206.) — Paneth, *Beiträge zur Histologie der Pteropoden und Heteropoden*. (Arch. Mikr. Anat., Bd XXIV, 1884, p. 233.)

(4) Fewkes, *loc. cit.*, p. 206.

(5) Roebuck, *Pathological malformation of keel-line in* Limax cinereo-niger. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1913, p. 142, fig.)

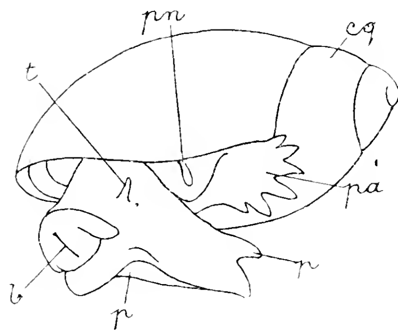


Fig. 88. — *Physa fontinalis* dont le pied porte un appendice dorsal médian postérieur; vu du côté gauche. p', appendice pédieux; autres lettres comme dans les figures précédentes. — Original.

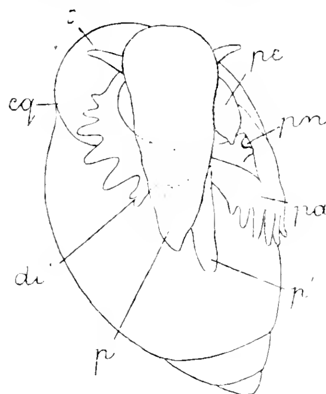


Fig. 89. — *Physa fontinalis* à pied possédant un long appendice dorsal postérieur; vue ventrale. di", digitation palléale bifide; autres lettres comme précédemment. — Original.

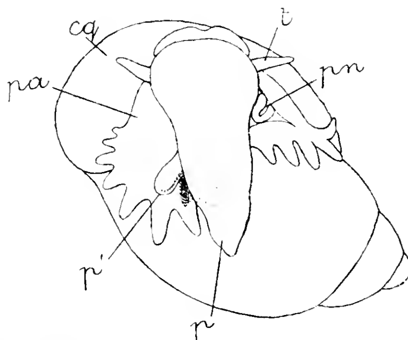


Fig. 90. — *Physa fontinalis* avec un appendice pédieux dorsal postérieur à droite; vue ventrale. Lettres comme précédemment. — Original.

sur un *Helix nemoralis* (1); dans *Physa fontinalis*, j'ai observé plusieurs cas de formations analogues : sorte de « corne » postéro-dorsale, plus ou moins longue (fig. 88 à 90); généralement elles n'étaient pas situées sur la ligne médiane et s'inclinaient latéralement et en arrière (2 fois vers la droite, 5 fois vers la gauche); une fois elle dépassait le pied en arrière; elles ne contenaient que du tissu conjonctif et musculaire. Sur un autre individu, cet appendice, qui dépassait le pied en arrière, se trouvait sur la ligne strictement médiane : il était arqué et un peu recourbé postérieurement, figurant ainsi, avec l'extrémité du pied, une sorte de queue hétérocerque de squale (fig. 89, *p'*).

h) Glande de la sole pédieuse. — Elle n'est pas toujours également développée dans tous les individus; par exemple chez *Mucronalia variabilis* (2).

i) Musculature du pied. — Bien que l'attention n'ait guère été attirée sur ce point, on y a déjà reconnu plusieurs cas de variation :

Chez *Carinaria gaudichaudi*, il y a de chaque côté de la nageoire pédieuse, de 12 à 15 faisceaux musculaires (3); la « queue » pédieuse de *Pterotrachaea* présente des variations dans les anastomoses des bandes musculaires longitudinales (4). Chez *Stenogyra decollata*, un muscle provenant du columellaire se rend à la « queue » du pied par un ou deux rameaux (5).

j) Tubercules sur les parapodies de *Notarchus punctatus*. — Ils se présentent en rangées de nombre variable suivant les individus (6).

---

(1) Fischer, *Sur une anomalie de l'animal de l'*Helix nemoralis. (Journ. de Conch., t. XXV, 1877, p. 212, pl IV, fig. 4.)

(2) Nierstrasz, *Parasitische Mollusken aus Holothurien*. (Voeltzkows Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905, Bd IV, 1913, p. 393.)

(3) Souleyet, *Zoologie du voyage de la Bonite, Mollusques*, p. 319.

(4) Tesch, *loc. cit.*, p. 83.

(5) Wille, *Untersuchungen über den Anatomische Bau der Lungenschnecken* Stenogyra decollata. (Jen. Zeitschr., Bd LIII, 1915, p. 371.)

(6) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. I. (Loc. cit., p. 79.)

k) Nageoires des Thécosomes. — Leur longueur a été reconnue variable dans *Limacina (Spirialis) trochiformis* (1).

l) Balancier de *Cuvierina columnella*. — Il est caractérisé par l'inconstance de sa forme, et peut manquer ou être représenté seulement par son pédicule (2).

m) Lobe operculigère. — Il peut varier de forme et d'orientation dans plusieurs Streptoneures, par exemple chez *Nassa mutabilis*, où il a été observé étranglé et prolongé en arrière (3).

n) Sillons transverses du bord du pied (dans certains Pulmonés limaciformes adultes). — Ils varient par le nombre, notamment chez *Testacella haliotidea*, où il y en a de 13 à 15 (4).

o) Tentacules épipodiaux. — Le nombre de paires en est normalement constant pour chaque espèce de Rhipidoglosse; mais ce nombre ne constitue nullement un caractère *de groupe*, ni même *de genre*.

C'est-à-dire qu'il n'y a aucun titre sérieux à homologuer les quatre paires de bras des Céphalopodes aux tentacules épipodiaux des Gastropodes — sous le prétexte que ce ne serait « pas un hasard » qu'il y ait quatre paires de ces tentacules dans les Trochidae (5).

En effet, le nombre des tentacules épipodiaux n'a *rien de*

---

(1) Souleyet, *loc. cit.*, p. 223, pl. XIII, fig. 30.

(2) Souleyet, *loc. cit.*, pp. 200 et 207. Cet appareil jouerait peut-être un rôle dans l'accouplement et son état de développement plus ou moins grand serait alors en rapport avec les diverses périodes sexuelles : Bonnevie, *Mitteilungen über Pteropoden*. (Jen. Zeitschr. Bd LIV, 1817, p. 255.)

(3) Hanko, *loc. cit.*, p. 722, fig. 10.

(4) De Lacaze Duthiers, *Histoire de la Testacelle*. (Arch. Zool. expér., 2e série, t. V, 1888, p. 474.

(5) Simroth, *Ueber den Ursprung der Cephalopoden* (Compte rendu des séances. Sixième Congres intern. Zool., 1905, p. 349); l'homologie est entre l'épipodium et l'entonnoir, d'une part, entre les bras et le bord du pied, d'autre part : Pelseneer, *Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes* (Arch. Biol., t. VIII, 1888, p. 745).

constant chez les Trochidae : il varie non seulement d'un genre à un autre, mais, comme on le sait surtout depuis Deshayes (1), il varie également d'une espèce à l'autre dans l'intérieur d'un même genre, et n'est constant normalement que *pour l'espèce;* et si quelques espèces possèdent quatre paires de ces organes, beaucoup d'autres en ont moins, et quelques autres plus que quatre.

Dans le grand genre *Trochus*, ce nombre oscille entre une paire (*Trochus* [*Cardinalia*] *virgatus*) et 5 ou même 6 paires : respectivement *T. elatus* (Quoy et Gaimard) et *T. (Polydonta) sandwichensis* (Souleyet), et *T. (Lamprostoma) maculatus* (fide Fischer).

Il est de *trois* dans les *Elenchus* (exemple : *E. irisodontes* : Quoy et Gaimard), dans les *Gibbula* (exemple : *G. cinerarius*, *G. umbilicaris*, *G. magus*, *G. divaricatus*, *G. tumidus*, etc.), dans les *Umbonium* (Gray, fide Adams) (2), dans *la plupart* des *Monodonta* :

M. (Diloma) nigerrimum (D'Orbigny) ;

M. (Diloma) cingulatum (Quoy et Gaimard) ;

M. (Neodiloma) aethiops (Fischer, confirmé par observation personnelle) ;

M. (Trochocochlaea) turbinata (Deshayes) ;

M. (Trochocochlaea) lineata (Clark) ;

M. (Trochocochlaea) articulata (Deshayes) ;

M. (Oxystele) merula (Delle Chiaje, fide Adams).

Il est de 3 aussi dans certains *Calliostoma* : *C. conulus* (Deshayes) ; *C. striatus* (ou *minutus*) (Deshayes) ; et de 3 encore dans *Trochus canaliculatus*, *T. zelandicus*, etc.

Ce nombre est, par contre, de 5 chez *Margarita helicina* et *M. infundibulum*, de 6 dans diverses autres espèces de *Margarita*, et de 7 dans *M. groenlandica* (3).

Le nombre de 4 paires ne se rencontre que chez *Calliostoma*

---

(1) Deshayes, *Description de quelques animaux de la famille des Trochidés des côtes de l'Algérie.* (Annales de Malacologie, 1870, p. 2.)

(2) H. and A. Adams, *The genera of recent Mollusca*, t. I, 1858, p. 408.

(3) Pelseneer, *Sur l'épipodium des Mollusques.* (Bull. sci. France et Belg., t. XXIII, 1891, pl. XVI, fig. 16.)

zizyphinus (¹), *Calliostoma diaphanus* (Quoy et Gaimard), *Monodonta canalifera*, *M. taeniata* et *M. constricta* (Quoy et Gaimard), *Clanculus limbatus* et *C. patagonicus* (Quoy et Gaimard), *Euchelus denigratus* (Quoy et Gaimard), les *Neomphalus*, les *Rotella* (Quoy et Gaimard, ou au moins certains d'entre eux d'après Fischer), les *Photinula* (²).

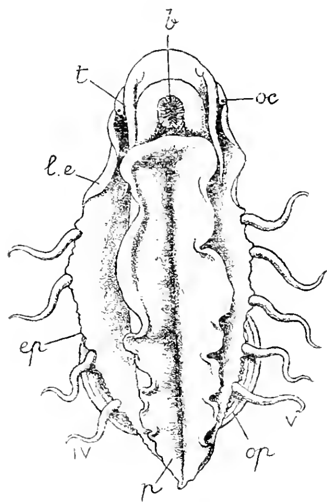


Fig. 91. — *Trochus (Calliostoma) zizyphinus*, avec asymétrie des tentacules épipodiaux; vue ventrale. *b*, bouche; *ep*, épipodium; *l. e*, lobe épipodial; *oc*, œil gauche; *op*, opercule; *p*, pied; *t*, tentacule cephalique droit; IV, quatrième et dernier tentacule épipodial droit; V, cinquième et dernier tentacule épipodial gauche. — Original.

Mais à côté de cette diversité suivant les espèces, il arrive aussi que *dans une même espèce* le nombre de paires de tentacules épipodiaux varie exceptionnellement suivant les individus.

. Lorsque ce nombre est anormalement inférieur de l'un ou de l'autre côté, cela peut être dû à une mutilation ; c'est probablement le cas pour l'exemplaire de *Trochus (Calliostoma) zizyphinus*, figuré par Woodward et si souvent reproduit (³), qui ne montre que 3 « cirrhes » ou tentacules au côté gauche, au lieu de 4.

Par contre, si le nombre normal est plus élevé d'un côté, cela tient selon toute apparence à un tentacule supplémentaire apparu dès le jeune âge. C'est ce que j'ai observé :

1° Dans un *Calliostoma zizyphinum* qui, au côté gauche, portait 5 tentacules épipodiaux distants (fig. 91), tandis qu'un autre en avait 4 à gauche et 3 à droite :

(¹) Clark, *A History of the british marine testaceous Mollusca*, p. 307. — Haller, *Morphol. Jahrb.*, t. IX, pl. IV, fig. 11. — Bouvier, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 7e série, t. III, p. 45, etc.

(²) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches)*. (Résultats Voyage Belgica, 1903, p. 39.)

(³) Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 826, fig. 585.

2° Chez un *Gibbula cineraria*, qui en présentait 4 distants au lieu de 3, au côté gauche (fig. 92) ;

3° Chez *Gibbula umbilicaris* (ou *obliquata*), où de multiples individus possédaient 4 tentacules épipodiaux plus ou moins distants, à droite ou à gauche (fig. 92bis) ; quelquefois il a été

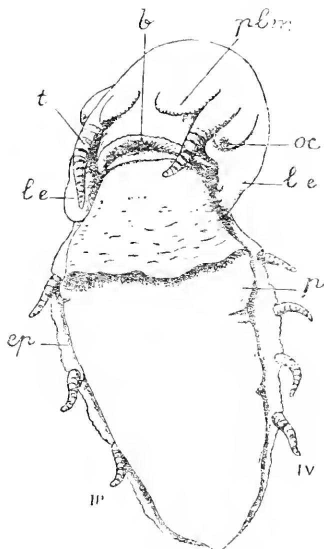


Fig. 92. — *Trochus (Gibbula) cinerarius*, avec asymétrie des tentacules épipodiaux ; vue ventrale. *b*, bouche ; *ep*, épipodium ; *l. e*, lobe épipodial ; *oc*. œil gauche ; *p*, pied ; *plm*, palmette gauche ; III, troisième et dernier tentacule épipodial droit ; IV, quatrième et dernier tentacule épipodial gauche. — Original.

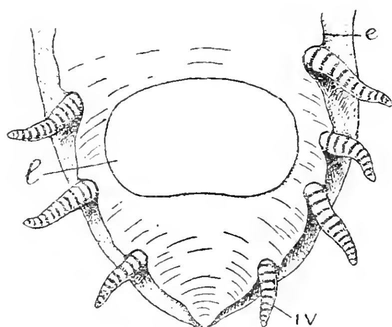


Fig. 92bis. — *Trochus (Gibbula) umbilicaris* avec asymétrie des tentacules épipodiaux ; vue dorsale de la partie postérieure du pied, après enlèvement de l'opercule ; *e*, épipodium ; *l*, lobe operculigère ; IV, 4e tentacule épipodial droit. — Original.

observé aussi 2 tentacules seulement d'un côté, mais alors le troisième avait certainement été amputé, sa place étant marquée par l'échancrure usuelle de la saillie épipodiale, ou même par un commencement de régénération non encore pigmenté ; dans la même espèce, ces tentacules peuvent également offrir des variations de forme : chez un exemplaire, le tentacule moyen de droite était en forme de massue, avec le renflement à l'extrémité libre ;

4° Dans un *Margarita (Valvatella) groenlandica*, qui, au lieu de 7 paires, montrait, sur deux individus différents, 8 tentacules à droite et chaque fois 2 de ces tentacules étaient juxtaposés (ce qui laisse place à l'hypothèse d'un tentacule dédoublé dès sa base);

5° *Phasianella pulla* ayant, au lieu de 3 paires de tentacules, 2 ou 4 de ces organes d'un côté (1).

Enfin, chez *Turbo marmoreus*, la frange épipodiale est *quelquefois* filamenteuse (2).

p) Opercule. — α. *Variation de forme*. — 1. Contour : Dans une même espèce de *Navicella (Septaria)*, les écarts individuels de la forme normale peuvent être très importants (3).

Dans *Nassa incrassata*, l'opercule peut être simple, crénelé ou denté (4) ; de même chez *N. thersites*, certains opercules sont dentelés, d'autres crénelés et même quelques-uns simples (5); enfin, pour *N. reticulata*, les dents du bord de l'opercule sont quelquefois usées et celui-ci paraît alors simple; mais le nombre des dents est extrêmement variable, oscillant autour de 12 ou 13, pouvant descendre jusqu'à 3 ou atteindre une vingtaine, avec tous les intermédiaires (observations personnelles).

2. Nucleus et spire : Les anomalies de l'opercule ne sont pas rares dans *Tanalia (Paludomus) violacea*; le nucleus, notamment, au lieu d'être marginal comme normalement peut être central ou subcentral, donnant ainsi à l'organe une structure concentrique (6).

---

(1) Clark, *loc. cit.*, p. 321.

(2) Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*, t. III, p. 213.

(3) Semper, *Die natürliche Existenzbedingungen der Thiere*. Leipzig, II Theil, 1880, p. 257, note 6.

(4) Marrat, *On the varieties of the shells belonging to the genus* Nassa. (Proc. Litt. and Phil. Soc. Liverpool, 1880, p. 22.)

(5) Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*, t. II, p. 417, pl. XXXII, fig. 34 (fide Marrat, *loc. cit.*).

(6) Blanford, *On the specific Identity of the described Forms of* Tanalia (Trans. Linn. Soc. London, vol. XXIII, 1862, p. 605.)

Chez *Trochus lineatus*, il a été observé une déformation de l'opercule présentant deux « grossly spiral lines » (1).

De même dans *Trochus (Polydonta) elegans*, il a été rencontré un individu avec l'opercule paucispiré, présentant seulement un tour et demi, au lieu du grand nombre de tours des autres *Polydonta* et des Trochidae en général (2) (fig. 93, B). Enfin, j'ai observé un *Trochus (Gibbula) umbilicaris* qui portait un opercule paucispiré d'un peu plus d'un tour; les spires de cet

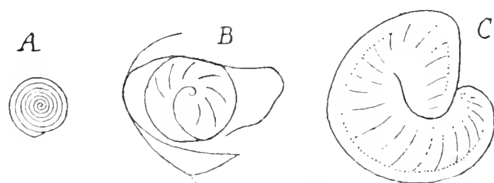


Fig. 93. — Opercule de Trochidae : *A*, d'un *Trochus (Gibbula) cinerarius* normal, vue extérieure (original); *B*, d'un *Trochus (Polydonta) elegans*, exceptionnel, en place, dans l'ouverture de la coquille, vue extérieure (d'après Gray); *C*, d'un *Trochus (Gibbula) umbilicaris*, anormal, vue extérieure (original).

opercule n'étaient même pas entièrement soudées, donnant l'impression d'un appareil régénéré (fig. 93, C). Un autre exemplaire de la même espèce portait un opercule extrêmement mince, à tours de spire également très peu nombreux.

3. Dents : le nombre de ces dents varie d'un individu à l'autre, non seulement dans *Nassa reticulata* (où il oscille autour de 12 ou 13 : voir plus haut), mais probablement dans toutes les espèces de *Nassa* : ainsi il est de 9 à 13 dans *Nassa mutabilis*.

---

(1) Clark, *A History of the British marine Testaceous Mollusca*, 1855, p. 309 (déformation attribuée par l'auteur à une régénération).

(2) Gray, *On the abnormal operculum of* Polydonta elegans *of New Zealand*. (Ann. Mag. Nat. Hist., 2e série, vol. XVIII, 1856, p. 468 [l'auteur suppose aussi que cet opercule est entièrement reproduit].)

β. *Multiplication.* — L'opercule peut être multiple (surtout double) dans divers Gastropodes marins; par exemple chez *Buccinum undatum :* individus de Sandgate (Kent) ([1]), de Unst (North Shetland) ([2]), de Thanet Island (Kent) ([3]), etc.; *Nassa mutabilis,* où il a été signalé 2 fois sur 1,500 : le second opercule étant plus petit et soudé au principal, sur une étendue plus ou moins grande ([4]); *Voluthurpa (Buccinum) ampullacea,* où, lorsque l'opercule existe, il est aussi constitué de deux pièces reliées l'une à l'autre, comme s'il était dû à deux périodes de croissance ([5]); enfin *Clionella semicostata* a présenté aussi, une fois, un opercule double ([6]).

γ. *Absence.* — L'opercule peut être présent ou absent chez *Voluthurpa ampullacea* ci-dessus, où seulement 15 °/₀ des individus en sont normalement pourvus; il peut manquer encore dans certains exemplaires de *Limacina arctica* ([7]); deux spécimens de *Terebellum subulatum* ont été trouvés sans opercule ([8]), ainsi que quelques *Purpura lapillus* dans la zone élevée (« highwater ») ([9]).

([1]) Jeffreys, *On the Origin of Species.* (Ann. Mag. Nat. Hist., 3e série, vol. VI, 1860, p. 152 [une fois l'un des deux recouvrait partiellement l'autre; mais dans tous les autres cas, les deux opercules étaient séparés; l'anomalie paraissait congénitale, les deux opercules étant toujours également développés (grands ou petits) et ne paraissant pas provenir d'un accident].) — Jeffreys a aussi « observé » un opercule triple; mais il est reconnu aujourd'hui que c'était une anomalie « manufacturée ». (Marshall, *Journ. of Conch.,* vol. XIII, 1911, p. 200.)

([2]) Standen, *Journ. of Conch.,* vol. XI, 1904, p. 62.

([3]) Edwards, *Journ. of Conch.,* vol. XIV, 1913, p. 26.

([4]) Honigmann, *Ueber Doppeldeckelbildung bei* Nassa mutabilis (Linné). (Zool. Anz., Bd XXXIX, 1912, p. 689.)

([5]) Dall, *Description of sixty new forms of Molluscs from the W. Coast of North America.* (Amer. Journ. of Conch., vol. VII, 1872, p. 105.)

([6]) Bergh, *Beiträge zur Kenntniss der Coniden.* (Nova Acta, Bd LXV, 1895.)

([7]) Pelseneer, *Report on the Pteropoda,* part II. *Thecosomata.* (Zool. Challenger Expedit., part LXV, 1888, p. 22.)

([8]) Bergh, *Beiträge zur Kenntniss des Strombiden.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd VIII, 1895, p. 369.)

([9]) Colgan, *Notes on the Adaptability of certain Littoral Mollusca.* (Irish Natural., 1910, p. 132 [2 sur 170 exemplaires].)

B. **Scaphopodes.** — La variabilité du pied y apparaît dans l'inconstance du nombre des papilles au bord du disque pédieux, dans les *Siphonodentalium* : chez *S. lofotense*, environ 30 (1); chez *S. affine*, environ 16 (2); chez *S. subfusiforme*, de 16 à 20 (3); chez *S. pentagonum*, de 14 à 18 et jusqu'à 20 (4).

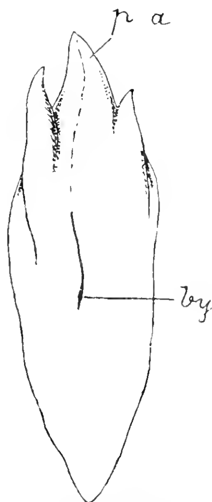


Fig. 94. — *Donax vittatus*, pied à pointe antérieure trifurquée, vue ventrale. *p a*, pointe antérieure; *by*, cavité byssogène. — Original.

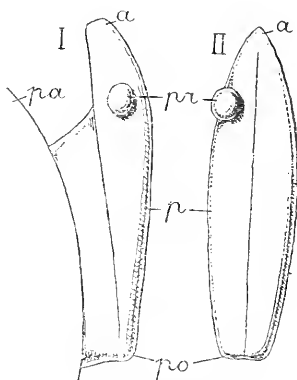


Fig. 94bis. — *Cyclas cornea*, pied présentant une protubérance saillante au côté droit de son extrémité antérieure. I, vu du côté droit; II, vu ventralement. *a*, extrémité antérieure du pied; *p*, pied; *pa*, manteau; *po*, extrémité postérieure du pied; *pr*, protubérance pédieuse. — Original.

C. **Lamellibranches.** — *a*) Variation dans la forme générale. — C'est surtout la portion antérieure (pouvant faire saillie hors de la coquille) qui présente des cas de variation de sa forme, de sa symétrie, etc. :

1. *Furcation de la pointe antérieure du pied.* — Dans un individu de *Donax vittatus*, cette pointe était trifurquée (peut-être était-ce la conséquence d'un traumatisme ?) (fig. 94).

---

(1) M. Sars, *Malacozoologiske Jagttagelser*. (Vidensk. Selsk Forhandl., 1865, pp. 297 et 299.)
(2) *Ibid.*, p. 300.
(3) *Ibid.*, pp. 301 et 306.
(4) *Ibid.*, pp. 308 et 311.

2. *Protubérance latérale.* — Dans *Cyclas cornea,* il a été constaté exceptionnellement, sur le côté droit de la partie antérieure du pied, une protubérance saillante sphéroïdale, constituée d'épithélium et de tissu conjonctif (observation personnelle).

b) Nombre des papilles du bord du disque pédieux chez les Protobranches. — Ce nombre est inconstant dans les diverses espèces; par exemple, chez *Solenomya togata,* les divers exemplaires adultes que j'ai observés ont présenté de 28 à 34 papilles (1); dans *Solenomya velum*, ce nombre peut être 30, 32, 34, etc. (2).

Dans *Nucula nucleus,* ce nombre oscille de part et d'autre de 23 de chaque côté (3); dans *N. delphinodonta* (individus à maturité sexuelle), il y a en tout de 8 à 13 paires de papilles (4); chez *Leda sulculata,* il y en a de 30 à 40 de chaque côté (5); chez *Leda emarginata,* de 10 à 22 (6).

c) La languette antérieure du pied, chez *Mytilus edulis,* présente une fossette terminale, avec des orifices en nombre variable : 7 ou davantage (7).

---

(1) Une ancienne figure de Deshayes (*Histoire naturelle des Mollusques, Exploration scientifique de l'Algérie,* pl. XIX, fig. 4) montre également 34 papilles, tandis qu'une autre figure de la même planche (fig. 1) en représente un plus petit nombre. — D'après Stempell, ce nombre variable serait d'environ 34 (*Zur Anatomie von* Solemya togata Poli [Zool. Jahrb. (Anat. und Ontog.), Bd XIII, 1899, p. 125]).

(2) Morse, *Observations on living* Solenomya (velum *and* borealis). [Biol. Bull., vol. XXV, 1913, pp. 266 et 271 (30), fig. 1 et 11 (32), fig. 15, p. 273 (34)].

(3) Pelseneer, *Contribution à l'étude des Lamellibranches.* (Arch. de Biol., t. XI, 1891, p. 156 [un exemplaire n'avait que 18 papilles de chaque côté].) — D'après Clark (*loc. cit.*, p. 70), ces petits appareils seraient au nombre d' « about fifty » (des deux côtés ensemble).

(4) Drew, *The Life-History of* Nucula delphinodonta (Mighels). (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XLIV, 1901, p. 344.)

(5) Stempell, *Beiträge zur Kenntniss der Nuculiden.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Suppl. IV, II. Heft, 1898, p. 375.)

(6) Deshayes, *loc. cit.*, pl. CXV, fig. 3, 4, 7 et 9.

(7) Seydel, *Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XXVII, 1909, p. 531.)

d) Appareil byssogène. — La cavité du byssus persiste parfois dans le pied de *Anodonta anatina* adulte, et sa présence est très inconstante chez *Unio pictorum* adulte : une fois sur trois ou quatre (1); de même dans *Cyclas rivicola*, cet organe rudimentaire peut être plus ou moins réduit (2); et chez *Cyclas sulcata*, cette cavité byssogène rudimentaire peut être diversement située : plus ou moins près des ganglions pédieux (3).

La cavité de l'appareil byssogène de *Nucula proxima* (qui n'est plus fonctionnel) est beaucoup plus étendue et pourvue de cellules plus grandement distendues, dans certains individus que dans d'autres (4).

Dans *Cardium edule*, les diverticules de la cavité byssogène offrent des dispositions très variables de leur glandules, suivant les individus (5). Dans *Lima squamosa*, il existe un nombre variable de lamelles dans l'appareil byssogène (6). Le canal byssogène est sans forme régulière chez *Scrobicularia piperata*, et l'aspect de la glande byssogène y est lui-même variable (7). Près de la pointe du pied de *Corbula inaequivalvis*, il y a d'une façon inconstante, mais fréquente, deux minces cordons de glandes muqueuses (8).

Constitution morphologique du byssus. — On y observe des différences suivant les individus dans la même espèce; par

---

(1) Carrière, *Die Drüse im Füsse der Lamellibranchiaten*. (Arb. Zool.-Zoot. Instit. Würzburg, Bd V, 1882, p. 22.)
(2) *Ibid.*, p. 20.
(3) Drew, *The Anatomy of* Sphaerium sulcatum Lam. (Proc. Iowa Acad. Sci., vol. III, 1895, p. 175.)
(4) Drew, *The Life-History of* Nucula delphinodonta (Mighels). (Loc. cit., p. 346.)
(5) Barrois, *Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches*. Lille, 1885, pp. 14 et 15.
(6) *Ibid.*, p. 32.
(7) *Ibid.*, pp. 71 et 72.
(8) *Ibid.*, p. 76.

exemple chez *Mytilus edulis* ([1]); et il y présente quelquefois une cavité en son centre ([2]).

Musculature du pied. — Là où l'on s'est livré à un examen détaillé, on a reconnu que les muscles rétracteurs du pied présentent des variations individuelles dans leur composition, leur importance et leur disposition. Ainsi, dans *Nucula delphinodonta,* chaque muscle de la paire antérieure de rétracteurs pédieux est dans certains cas légèrement séparé en deux, près de son origine ([3]).

Les rétracteurs postérieurs du pied de *Mytilus edulis* peuvent être composés d'un ou de deux faisceaux ([4]), tandis que les muscles rétracteurs du byssus y présentent aussi de grandes variations, et peuvent notamment comprendre de 2 à 5 faisceaux, le nombre 3 étant le plus habituel ([5]); le rétracteur antérieur et le rétracteur du byssus convergent indifféremment à la base du pied ou du byssus ([6]) (d'où les différentes dénominations qu'on leur a appliquées). Quant à leur position, les impressions des muscles antérieurs et postérieurs sont rarement symétriques et, presque toujours, elles sont plus en avant d'un côté que de l'autre ([7]).

L'inconstance dans la composition des rétracteurs postérieurs du byssus s'observe également dans *Mytilus minimus* et *Modiola*

([1]) Boutan, *Recherches sur le Byssus des Lamellibranches.* (Arch. Zool. expér., 3e série, t. III, 1895, p. 331.)

([2]) Williamson, *The spawning, growth and movement of the Mussel* (Mytilus edulis), *the Horse-Mussel* (Modiola modiolus) *and the Spoutfish* (Solen siliqua). (25th Ann. Rep. Fish. Board for Scotland, Year 1906, part II, 1908, p. 251.)

([3]) Drew, *The Life-History of* Nucula delphinodonta (Mighels). (Loc. cit., p. 345)

([4]) Sabatier, *Anatomie de la moule commune.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 6e série, t. V, 1877, p. 12.)

([5]) Sabatier, *loc. cit.*, p. 13. — List, *Die Mytiliden, Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, part. XXVII, 1902, p. 162 (*M. edulis,* forme *galloprovincialis :* au moins 2, plus souvent 3, rarement 4 ou plus).

([6]) Sabatier, *loc. cit.*, p. 13.

([7]) List, *loc. cit.*, pp. 22 et 162.

barbata (1) ; enfin *Modiola barbata* montre le rétracteur postérieur du pied, simple ou divisé en faisceaux (2).

Le nombre d'insertions des élévateurs du pied est variable, par exemple chez *Anodonta cellensis,* où il est de 5 à 7 (3). Il y a variabilité également dans le nombre des muscles transversaux, entre les circonvolutions intestinales, au voisinage de l'estomac : par exemple dans les *Solen siliqua* et *S. ensis,* où il y en a 3 ou 4, de même que chez ce dernier, varie encore le nombre des faisceaux (4 ou 5) formant les deux pilliers musculaires du centre du pied (4).

D. **Céphalopodes.** — *a*) Ramification des bras. — Elle a été observée exclusivement chez les Octopodes, jusqu'ici :

Dans les deux espèces de *Eledone* des environs de Gênes : *E. moschata* et *E. aldrovandei* (ou *cirrosa*) (fig. 95), où cette disposition doit être assez fréquente, puisqu'elle est connue des pêcheurs de Cornigliano (sous le nom de « muscardin a neuve bave ») (5) ; un *Eledone moschata* des environs de Marseille possédait un « bras supplémentaire » entre le premier (dorsal) et le deuxième de droite : ce bras était presque aussi long que les autres, mais sa rangée de ventouses n'atteignait pas la bouche, et il semblait n'être qu'une dépendance du deuxième bras (6). Un *Moschites verrucosa* avait le bras dorsal droit bifide à l'extrémité (7).

---

(1) List, *loc. cit.,* respectivement pp. 164 et 165.

(2) Seydel, *Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XXVII, 1909, p. 547.)

(3) Brück, *Die Muskulatur von* Anodonta cellensis Schröt. (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd CX, 1914, p. 493.)

(4) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie),* 1848, p. 145.

(5) Parona, *Sulla dichotomia delle braccia nei Cefalopodi.* (Boll. Mus. Zool. e Anat. comp. Univ. Genova, 1900, n° 96, p. 4.)

(6) Vayssière, *Note sur la présence d'un bras supplémentaire chez un* Eledone moschata Leach. (Journ. de Conch., vol. LXIII, 1917, p. 123.)

(7) Joubin, *Études préliminaires sur les Céphalopodes recueillis au cours des croisières de S. A. R. le prince de Monaco.* 5e note : Moschites verrucosa (Verrill). (Bull. Inst. Océanograph. Monaco, 1918, n° 339, p. 6, fig. 2.)

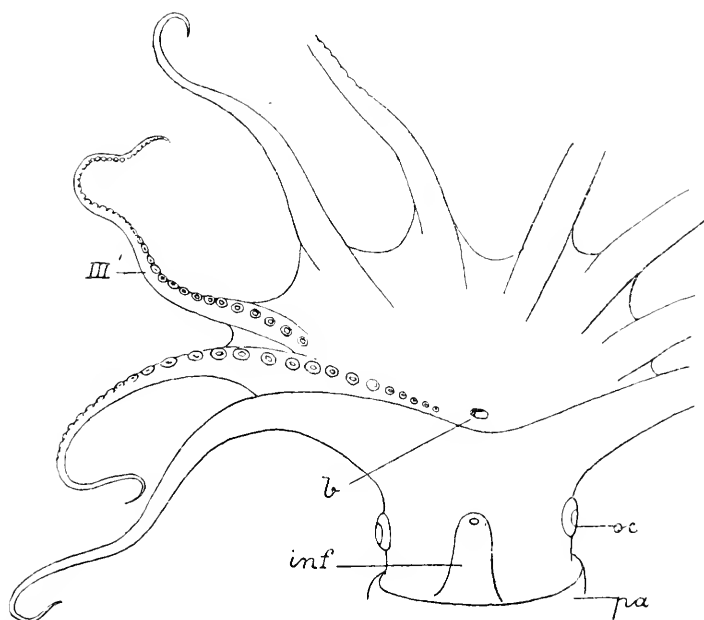


Fig. 95. — *Eledone aldrovandei,* tête vue ventralement et montrant le troisième bras de droite bifurqué. *b*, bouche; *inf*, entonnoir; *oc*, œil; *pa*, manteau; III', branche supplémentaire du troisième bras de droite. — D'après Parona.

Fig. 96. — *Octopus cephea,* avec sept bras ramiliés, vu dorsalement. *oc*, œil; *s. v,* sac viscéral. — D'après Smith.

Chez les *Octopus vulgaris* de la région de Gènes, mais plus rarement que dans les *Eledone*, on a constaté également des cas de bras ramifiés ([1]) : l'exemplaire décrit montre le bras dorsal de gauche remplacé par deux petits bras, peut-être à la suite d'une régénération ([2]). La bifurcation partielle du quatrième bras de droite a été signalée dans un exemplaire de *Octopus vulgaris* de l'Adriatique ([3]).

Enfin, dans *Octopus cephea*, la furcation portait sur sept bras, bi- ou multibranchés, de façon à produire ainsi en tout 33 branches plus ou moins longues (fig. 96) ([4]).

b) Variation dans les ventouses. — Chez *Architeuthis harveyi*, il a été observé : une ventouse à double ouverture; une petite ventouse pédicellée, naissant du pédicelle d'une plus grande, près de la base; et enfin, deux petites ventouses avec pédicelles au contact, occupant la place d'une seule ([5]); dans *Octopus vulgaris*, au lieu de voir les ventouses décroître régulièrement de taille depuis la base jusqu'au sommet des bras, on a constaté parfois des exceptions à cette règle : par exemple, cinq individus avaient les quatorzième à seizième ventouses des bras latéraux

---

([1]) Parona, *loc. cit.*, p. 4, pl. II, fig. 4 et 5.

([2]) On sait, en effet, que les bras des Céphalopodes, surtout chez les *Octopus*, se régénèrent après mutilation : *Octopus vulgaris* (Lafont, *Sur la fécondation des Mollusques Céphalopodes du golfe de Gascogne* [Ann. Sci. nat. Zool., 5e série, t. XI, p. 112]) : un individu avec le premier bras de droite régénéré, un autre avec les deuxième et troisième de droite régénéré, un troisième avec le deuxième bras gauche régénéré; *Octopus granulatus*, des Indes néerlandaises, avec un bras de la troisième paire en partie régénéré (observations personnelles); Richiardi, *Sulla riproduzione delle braccia dell'* Octopus vulgaris Lamk *e sulla monstruosità di una conchiglia della* Sepia officinalis Linn. (Zool. Anz., Bd IV, 1881, p. 407). — Pour les Décapodes, des cas semblables sont aussi connus : Verrill, *Regeneration of lost parts in the Squid,* Loligo Pealei (Amer. Journ. of Sci., vol. XXI, 1882, p. 333), bras entiers, dans *Loligo* et *Ommatostrephes*.

([3]) Smith, *Notes on an* Octopus *with Branching Arms*. (Ann. Mag. Nat. Hist., 7e série, vol. XX, 1907, p. 407, pl. XVIII.)

([4]) Hanko, *Ueber den gespaltenen Arm eines* Octopus vulgaris. (Arch. Entwickl.-Mech., Bd XXXVII, 1913, pp. 218 et 219, fig.)

([5]) Verrill, *The Cephalopods of the Northeastern Coast of America.* (Trans. Conn. Acad., vol. V, 1882, p. 260.)

disproportionnées, et l'un d'eux avait en outre deux grandes ventouses d'un développement inusité sur la troisième paire (paire où se fait l'hectocotylisation) (1). La position des grandes ventouses des individus mâles y est d'ailleurs sujette à variation (2); et l'on observe notamment des variations individuelles dans les relations de la grosse ventouse du bras hectocotylisé (3).

Dans *Eledone cirrosa*, où normalement il y a une seule rangée de ventouses, parfaitement régulière, il a été trouvé un individu avec une rangée irrégulière, et un autre avec une *double* rangée de ventouses (4).

Chez *Sepiola atlantica*, deux individus ont été rencontrés avec les deuxième et troisième bras de droite et de gauche, portant des ventouses beaucoup plus grandes que les autres (5).

c) Variation dans l'hectocotylisation. — Le bras hectocotylisé peut être tantôt le quatrième de droite, tantôt le quatrième de gauche, chez les *Ilex* (6).

Dans *Sepia officinalis*, où l'hectocotylisation se fait sur le quatrième bras gauche, un individu a été vu avec le quatrième bras de droite hectocotylisé (7).

Un individu d'*Eledone cirrosa* avait le troisième bras de

---

(1) Steenstrup. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 2e série, vol. XX, 1857, pp. 98 et 99. — Racovitza confirme cette inconstance du nombre et de position des grandes ventouses sur les bras latéraux de *O. vulgaris*. (Notes de Biologie, *Arch. Zool. Expér.*, 3e série, t. II, 1894, p. 45.)

(2) Hoyle, *Reports on the Marine Biology of the Sudanese Red Sea. VI. On the Cephalopoda.* (Journ. Linn. Soc. London [Zoology], vol. XXXI, 1907, p. 35.)

(3) H. Fischer, *Note sur le bras hectocotylisé de l'*Octopus vulgaris. (Journ. de Conch., vol. XLII, 1894.)

(4) Gravely, *Notes on the spawning of Eledone and on the occurence of Eledone with suckers in double rows.* (Mem. Litt. Soc. Manchester, vol. LIII, pl. I, fig. 1 et 2.)

(5) Joubin, *Voyages de la goélette « Melita » sur les côtes orientales de l'océan Atlantique et dans la Méditerranée. Céphalopodes.* (Mém. Soc. Zool. France, t. VI, 1903, p. 216.)

(6) Pfeffer, *Synopsis der Oegopsiden*, 1900.

(7) Bert, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche.* (Mém. Soc. des Sci. phys. et nat. Bordeaux, t. V, 1867, p. 133.)

droite et le troisième bras de gauche hectocotylisés *à la fois*, alors que normalement c'est le bras de droite seul qui l'est (1).

Il arrive parfois, chez *Nautilus pompilius* et chez *N. macromphalus*, que le spadix est développé à droite au lieu de l'être à gauche (2) ; une fois, chez *N. pompilius*, il y avait *deux* spadix, un de chaque côté (3), le supplémentaire étant moins développé.

d) Le nombre de tentacules « labiaux » de *Nautilus pompilius* varie dans le même sexe suivant les individus : de 10 à 16 dans le groupe supérieur, de 10 à 14 dans le groupe inférieur (femelle) (il y a même parfois une différence de droite à gauche), 6 à 8 en haut chez le mâle (4).

5. — TÉGUMENTS EN GÉNÉRAL (COLORATION).

A. **Gastropodes.** — La coloration générale des téguments ne varie pas seulement chez les formes nues ou à coquille interne (Limaciens, Nudibranches, etc.), mais aussi ailleurs, et notamment dans d'assez nombreux Streptoneures, par exemple :

Trochus cinerarius, où, chez chaque individu, les palmettes, au lieu d'être pigmentées, sont entièrement blanches (observations personnelles) ;

Littorina obtusata, où, à côté de la coloration normale,

---

(1) Appellöf, *Ein Fall von dubbel Hectocotyl.* (Bergen Mus. Aarbog, 1892.)

(2) Griffin, *Notes on the tentacles of* Nautilus pompilius (Johns Hopkins Univ. Circul., vol. XVIII, 1892, pp. 11 et 12) [75 % des individus ont le spadix à gauche, et 25 % à droite]. — Willey, *The Oviposition of* Nautilus macromphalus. (Proc. Roy. Soc. London, vol. LX, 1897, p. 471.) — Willey, *Contribution to the natural history of the pearly* Nautilus. (Willey's Zool. Results, part. VI, 1902, p. 811.)

(3) Griffin, *loc. cit.* et *The Anatomy of* Nautilus pompilius. (Mem. Nat. Acad. Sci. [Washington], vol. VIII, 1900, p. 122.)

(4) Griffin, *loc. cit.*, pp. 116, 117 (femelle) et 121 (mâle). — Vayssière, *Étude sur l'organisation du Nautile.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 8e série, t. II, 1896, pp. 164 et 165.)

jaunâtre, on rencontre de 4 à 5 % d'adultes (mâles et femelles) noirs (observations personnelles) (1) ; on y observe d'ailleurs toutes les transitions, depuis le jaune pur uni jusqu'au noir uniforme : d'abord jaune légèrement enfumé, sur la face supérieure du mufle et des tentacules dans leur portion antérieure ; puis un peu de noir sur la face antérieure du pied ; finalement, plus de jaune du tout, et sur un fond blanc, toute la surface de la tête (mufle, tentacules), pieds (sauf la face inférieure) noirs, ainsi que le bord du lobe operculigifère (une bande noire périphérique sous l'opercule). Ce noir cache même la teinte rouge du bulbe buccal. Mais il n'y a d'ailleurs pas de rapport entre cette coloration tégumentaire et la couleur de la coquille, et l'on trouve une coquille d'un jaune éclatant sur un animal noir ou bien une coquille noir verdâtre sur un animal jaune;

Vermetus arenarius, où la tête est blanche, jaune ou noire (2);

Lamellaria perspicua, dont les variations de couleur du manteau, en relation d'ailleurs avec celle du substratum (synascidie du genre *Leptoclinum* d'habitude), sont bien connues et d'une grande amplitude ;

Nassa reticulata, dont j'ai rencontré trois individus, tous femelles, à siphon d'un noir velouté intense au lieu de la teinte gris verdâtre usuelle;

Purpura lapillus, un individu que j'ai observé avait un tentacule pigmenté au lieu d'être incolore comme dans les autres spécimens; la couleur de la bandelette glandulaire purpurigène (dans le manteau) varie d'un animal à l'autre dans cette même espèce (3).

Harpa ventricosa, dont la partie moyenne du pied est assez souvent pourvue d'une bande brune (4) ;

---

(1) Jeffreys (*British Conchology*, vol. III, p. 356) a déjà constaté que cette variation n'est pas très commune : « rarely soot colour ».

(2) Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*, t. III, p. 290.

(3) Letellier, fide Dubois, *Recherches sur la pourpre et sur quelques autres pigments animaux*. (Arch. Zool. Expér., 5e série, t. II, 1909, p. 479.)

(4) Quoy et Gaimard, *loc. cit.*, t. II, p. 613.

Parmi les Opisthobranches, *Bulla hirundina,* dont la teinte normale est bleu verdâtre, avec lignes bleues plus claires, a présenté un exemplaire qui avait un croissant blanchâtre dorsal et toutes les lignes bleues bordées d'une ligne d'or (1).

Mais c'est surtout chez les Mollusques marins nus ou à coquille interne que ces variations dans la coloration tégumentaire ont été remarquées, parce que pour leur description, l'indication de cette couleur est nécessaire, tandis qu'elle est négligée dans la description de presque toutes les espèces testacées. Cette variation de couleur est souvent liée au substratum alimentaire (voir IIIe partie, 1. Régime).

Pelta coronata a le pied jaunâtre, quelquefois marqué de taches ou de flammes noires (2).

Aplysia punctata, dont les individus sont — suivant les endroits — jaune brunâtre, jaune pourpré ou vert olivâtre (3).

Pleurobranchus punctatus. Parmi les autres individus plus sombres, il a été observé un spécimen d'une teinte plus claire orangé (4).

Pleurobranchus plumula, dont le manteau jaune hyalin est quelquefois presque orangé (5) ; *P. aurantiacus,* jaune orangé, tournant parfois presque au rouge (6).

Parmi les Nudibranches, on peut citer comme exemple *Fiona marina,* qui est gris-bleu ou brun pâle, suivant qu'il s'est nourri respectivement de Vélelles ou de jeunes Anatifes (7) ;

---

(1) Quoy et Gaimard, *loc. cit.,* t. II, p. 368.

(2) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille,* part. I. (Loc. cit., 1885, p. 105.)

(3) Vayssière, *loc. cit.,* p. 69.

(4) Quoy et Gaimard, *loc. cit.,* t. II, p. 130.

(5) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille,* part. I. (Loc. cit., p. 113.)

(6) *Ibid.,* p. 116.

(7) Eliot, in Alder and Hancock, *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca,* Supplément, 1910, p. 5.)

Scyllaea pelagica, qui présente des variations de couleur suivant l'algue sur laquelle elle vit (¹).

Elysia viridis est dans le même cas que l'espèce précédente; il a été reconnu que la variation orangée se produit sur les algues rouges (voir IVᵉ partie, II, 1. Régime alimentaire) (²).

Polycera quadrilineata, outre sa forme « normale » à ornements jaunes sur fond blanc, présente des variations à marbrures rouge-brun sombres ou même à lignes grises ou noires (³).

Doriopsis limbata, dont la coloration générale des téguments va du blanc jaunâtre au vert olive foncé (⁴).

Il existe des individus tout à fait blancs de *Tritonia hombergi* (⁵).

Mais parmi les Nudibranches, c'est surtout dans le groupe des Éolidiens que les variations de couleurs sont fréquentes et profondes, au point que de multiples espèces devraient être rapportées à une seule forme (⁶). Quelques individus de *Eolis (Facelina) drummondi* étaient dépourvus de chromatophores bleus, et de même *Eolis alba* peut manquer de chromatophores blancs sur les papilles dorsales et laisser transparaître alors les cæcums « hépatiques », éventuellement bruns, parfois orangés

---

(1) Basedow and Hedley, *South Australian Nudibranchs, and Enumeration of the known Australian species*. (Trans. Roy. Soc. S. Australia, vol. XXIX, 1905, p. 149, pl. IX, fig. 1 et 2.)

(2) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Mém. Acad. Roy. Belg. [Sciences], t. III, 1911, p. 68.)

(3) Alder and Hancock, *loc. cit.*, fam. 1, pl. XXII. — Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. III. (Ann. Mus. Marseille, t. VI, 1901, p. 63.)

(4) Vayssière, *loc. cit*, 1901, p. 45.

(5) Storrow, *Notes on Nudibranchs*. (Northumberl. Sea Fish-Comm. Rep. Sci. Investig., 1912, p. 28.)

(6) Par exemple : *Coryphella pellucida, C. smaragdina, C. landsburgi* seraient des variations de couleur de *C. gracilis*, d'après Trinchese, *Aeolididae e famiglie affini*. (Atti R. Accad. Lincei, 3ᵉ série, Mem. Sci. Fis., Mat. e Nat., vol. XI, 1882, p. 98.)

ou même verts ([1]). *E. papillosa* peut paraître violet, non seulement dans ses cæcums hépatiques, mais dans toute la masse des tissus lorsqu'il vit de *Actinia equina*, et *E. coronata* devient vert quand il mange des *Elysia* ([2]). De *Doto coronata*, il a été rencontré des individus entièrement blancs ([3]).

Parmi les Pulmonés stylommatophores, *Succinea putris* montre d'amples variations de couleur, suivant l'absence ou la présence de pigment noir (observations personnelles); on y a constaté les teintes suivantes : gris-brun, de jaune sombre à gris clair, de jaune d'or à brun foncé profond, de gris blanchâtre à gris-noir ([4]); *Vitrina major* varie du brun jaunâtre au brun noirâtre ([5]); *Helix rufescens* se rencontre sous forme d'individus jaunâtres, gris, bruns ou noirs, et *Clausilia laminata* varie du gris au noir le plus foncé ([6]); chez *Hyalinia (Vitrea) rogersi*, dont l'animal est d'une teinte ardoisée sombre, il a été trouvé un individu de couleur crème claire, presque blanc ([7]).

La variation de couleur est au maximum, chez les Pulmonés, dans les formes nues (Limaciens), où elle a donné lieu à un encombrement considérable de la nomenclature systématique : il n'est guère de type de *Arion*, *Limax*, etc., dont on n'ait décrit comme espèce distincte de multiples formes de couleur différente. Mais un examen attentif a permis de rapporter ces

---

([1]) Trinchese, *loc. cit.*, respectivement pl. X, fig. 3, et p. 70, pl. XXXI, fig. 3 et 4, et pl. XXXII. fig. 2.

([2]) Hecht, *loc. cit.*, p. 23.

([3]) Giard, *Le laboratoire de Wimereux en 1888.* (Bull. Sci. France et Belg., t. XIX, 1888, p. 20.)

([4]) Rieper, *Studien an* Succinea. (Ann. Soc. Zool. and Malac. Belg., t. XLII, 1913, p. 155.)

([5]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 51.

([6]) Bouchard-Chantereaux, *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans le département du Pas-de-Calais.* (Mém. Soc. Agric. Sci. et Arts Boulogne-sur-mer, 1836, respectivement pp. 182 et 193 [1837]).

([7]) Cooper, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1908, p. 138.

formes à de simples « variétés » dues à la localité, au climat [1], etc. Ces changements de couleur ont même été étudiés dans quelques espèces [2] et divers spécialistes ont constaté que la plupart de ces espèces nues varient dans certaines directions déterminées [3]. Les formes marines de Pulmonés stylommatophores sont dans le même cas pour ce qui concerne les modifications de couleur, par exemple *Oncidium punctatum*, qui « varie beaucoup par la teinte » [4].

Du côté des Basommatophores, on peut citer *Limnaea stagnalis*, dont la coloration peut aller jusqu'au jaune d'or [5]; *Planorbis corneus*, dont certains individus sont d'un noir velouté intense (observations personnelles), auprès d'autres qui sont d'un brun plus ou moins sombre, le pigment pouvant même être assez peu abondant à certaines places (partie postérieure du pied) que pour y laisser voir la couleur rouge du sang. Chez *Physa fontinalis*, j'ai rencontré un individu pourvu d'un tentacule à extrémité fortement pigmentée en noir, comme chez *Physa acuta*; d'autre part, outre les individus normaux, grisâtres, à pigment noir plus ou moins modéré, j'ai rencontré — côte à côte avec les autres — toutes les transitions possibles entre les deux extrêmes ci-après (à coquille d'ailleurs identique) :

1. Des individus à coloration noire intense : tout le pied notamment, la tête, les tentacules (moins sombres naturellement), le manteau sous la coquille, ainsi que sur ses bords avec les digitations;

---

(1) SIMROTH, *Ueber die Abhängigkeit der Schneckenbildung vom Klima*. (BIOL. CENTRALBL., Bd XXI, 1901.)

(2) GAIN, *Some remarks on the colour changes in* Arion intermedius *Normand*. (THE CONCHOLOGIST, Septembre 1892.)

(3) COLLINGE, *Colour Variation in some British Slugs*. (JOURN. OF CONCH., vol. XII, 1909, p. 235.)

(4) QUOY et GAIMARD, *loc. cit.*, t. II, p. 215.

(5) COLLIN, *Sur la* Limnaea stagnalis *et ses variétés observées en Belgique*. (ANN. SOC. MALACOL. BELG., t. VIII, 1873, p. 83 [variation en nombre].)

2. Des individus clairs, jaunâtres, sans pigment noir, sauf vers l'extrémité postérieure du pied, qui offre parfois une teinte légère; le reste, pied, tête, tentacule, manteau (sous la coquille ainsi que la partie rabattue avec ses digitations) étant uniformément jaune d'ocre clair. Des expériences de reproduction entre individus semblables et entre individus différents de ces deux formes extrêmes, ont été faites (voir V^e partie : Hérédité).

L'absence totale ou presque totale de pigment constitue l'*albinisme*. L'albinisme proprement dit n'est pas, en effet, la couleur blanche de la coquille, dont on connaît d'assez nombreux exemples (voir plus haut : 1, *B*, *c*, p. 43); c'est l'absence de pigment, au moins de pigments sombres : des traces de pigment rougeâtre dans les téguments constituant une forme d'albinisme dite « albinisme rouge ». Le défaut de pigments chez les albinos ne caractérise pas seulement les téguments extérieurs, mais aussi tous les dérivés tégumentaires, et particulièrement la rétine, au moins l'absence de pigment noir; ainsi il y a une variété *alba* de *Arion empiricorum*, qui possède du pigment oculaire noir [1] : ce n'est pas une forme d'albinisme. D'ailleurs, entre cette forme blanche et la forme habituelle (*A. empiricorum* ou *rufus*), il y a tous les intermédiaires : jaunâtre plus ou moins foncé, orangé, roussâtre [2].

De cette variation extraordinaire qu'est l'albinisme parfait, on n'a rencontré encore qu'un petit nombre de cas chez les Mollusques :

Paludina vivipara, à yeux rouges et à téguments montrant de l'albinisme rouge [3]; *Limax maximus* à pigment rétinien

(1) MOQUIN-TANDON, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. II, p. 13. — ROEBUCK, *Perfect albinism in* Limax arborum *Bouch.-Chant.* (JOURN. OF CONCH., vol. XIV, 1913, p. 92.)

(2) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. II, pp. 12 et 13.

(3) SIMROTH, *Ueber localen rothalbinismus von* Paludina vivipara. (ZOOL. ANZ., Bd IX, 1886, p. 403.)

rouge brique : deux exemplaires, à douze ans d'intervalle, au même endroit : Savigny-sur-Orge ([1]); *Limax arborum* (ou *marginata*) ([2]); *Agriolimax sp.* (*agrestis* ou *laevis*?) ([3]); *Hyalinia helvetica*, rencontré deux fois à Tremadoc (Carnarvon) ([4]) et à Berkhamsted (Hertfordshire) ([5]), les deux cas constituant de l'albinisme rouge; *Acme lineata*, une colonie de plusieurs exemplaires albinos parfaits, sans pigment oculaire, à Penmaenpool (Merionethshire) ([6]).

Parmi les Basommatophores, on peut citer : *Limnaea peregra* (*ovata*), forme « *profunda* », dont la variété *koehleri* Honigmann a été rencontrée dépourvue de pigment, même dans les yeux, qui étaient roses et ne présentaient aucune trace de pigment noir ([7]). Enfin, un des plus remarquables exemples d'albinisme est sûrement celui de *Planorbis corneus*, parce que les albinos y sont entièrement *rouges!*

« L'albinisme » véritable n'avait pas encore été signalé dans ce genre; mais on rencontre dans la littérature l'indication de quelques spécimens dont l'animal était « jaunâtre » ou « couleur chair » ([8]). Or, étant donné que chez les Planorbes le sang est rougeâtre, par suite de la présence d'hémoglobine dans

---

([1]) Fischer, *Cas d'albinisme chez* Limax maximus. (Journ. de Conch., t. XXVIII, 1880, p. 299.)

([2]) Roebuck, *Perfect albinism in* Limax arborum *Bouch.-Chant.* (Journ. of Conch., vol. XIV, 1913, p. 92.)

([3]) Sykes, *Variation in recent Mollusca.* (Loc. cit., p. 258.)

([4]) Boycott, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1914, p. 178.

([5]) Oldham, *Note on a colour mutation in* Hyalinia helvetica. (Journ. of Conch., vol. XIII, 1912, p. 312 [coquille normale par la couleur, animal d'un blanc de lait, avec seulement de petites taches rouges; yeux faiblement rouges).]

([6]) Chaster, *Species and Variation.* (Journ. of Conch., vol. XII, 1912, p. 29.)

([7]) Roszkowski, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (Rev. Suisse Zool., vol. XXII, 1914, p. 506.)

([8]) Exemples : Nelson, *A variation in the color of the animal of* Planorbis corneus. (Journ. of Conch., vol. II, 1879, p. 150.) — « *Planorbis corneus* with red fleshed animals, Barnet, Herts » : Oldham, *Journ. of Conch.*, vol. XVI, 1919, p. 27.

le plasma (¹), j'inférai que ces individus de « couleur chair » devaient être des albinos, où l'absence de pigment tégumentaire — normalement noir — ne cachait plus la teinte rouge du sang et des tissus profonds.

Afin d'avoir confirmation de cette supposition, en trouvant éventuellement un albinos de *P. corneus*, j'explorai consciencieusement, pendant trois étés successifs (1914 à 1916), les eaux douces de mon voisinage immédiat, examinant des milliers d'individus. Enfin, un même jour, j'eus la bonne fortune de rencontrer au même endroit et dans le même fossé, deux spécimens de cette variation rouge : leur investigation montra qu'ils étaient bien albinos parfaits, sans aucun pigment, même rétinien. Le pied, la tête, le bord du manteau, la branchie palléale et toutes les parties visibles étaient d'un rouge vif d'un très bel effet, plus légèrement orangé que carminé.

Deux ans plus tard, au même endroit, dans le fossé opposé (de l'autre côté du même chemin), j'ai capturé, en deux jours, cinq nouveaux albinos de cette espèce, dont un grand et quatre plus petits, de même taille (ces derniers provenant peut-être d'une même ponte). Tous ces individus ont naturellement été conservés ensemble, afin d'en obtenir une descendance éventuelle et de constater si l'albinisme y est héréditaire (voir plus loin, Vᵉ partie : Hérédité).

Il arrive parfois qu'un spécimen de *P. corneus* soit moins sombre que normalement : la couleur rouge du sang y transparaît alors dans les parties les moins pigmentées (par exemple

---

(¹) MOQUIN-TANDON, *Observations sur le sang des Planorbes*. (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 3ᵉ série, t. XV, 1851.) — RAY LANKESTER, *A Contribution to the Knowledge of Haemoglobin*. (PROC. ROY. SOC. London, 1873.) — KRUKENBERG, *Hydrophilus-lymphe und Haemolymphe von* Planorbis, Lymnaeus *und* Paludina. (VERH. NATUR-HIST. MED. VER. HEIDELBERG, Bd III, 1886, p. 79.) — WILLIAMS, *The red Fluid emitted by* Planorbis corneus. (JOURN. OF CONCH., vol. V, 1889.) — DHÉRÉ, *Sur la teneur en hémoglobine du* Planorbis corneus. (COMPTES RENDUS SOC. BIOL. Paris, t. LV, 1903.)

la région postérieure du pied); et l'on pourrait croire qu'on a affaire à un intermédiaire menant à l'albinisme parfait : en réalité, cela n'est pas vraisemblable, au moins dans ce cas du *Planorbis corneus,* car les yeux de ces individus à téguments moins sombres, possèdent le pigment noir aussi intense que les exemplaires normaux; l'albinisme serait bien une variation discontinue, contrairement à ce qu'on appelle « l'albinisne » de la coquille, qui est essentiellement de nature continue, avec intermédiaires (voir p. 43). Toutefois, pour ce qui concerne *Limax cinerio-niger,* s'il était confirmé que le pigment rétinien s'atrophie en même temps que le pigment tégumentaire, il y aurait là un exemple d'albinisme non discontinu (V[e] partie, I, 2, *k*).

Mais l'albinisme de l'animal et « l'albinisme » de la coquille sont en tout cas deux choses indépendantes; et leur indépendance est démontrée notamment par les exemples suivants :

1. *Planorbis corneus* ci-dessus : chez les sept albinos que j'ai pu étudier, les coquilles étaient brunes, comme dans les individus pigmentés, surtout dans les parties les plus anciennes des tours de spire; chez eux, également, les mandibules étaient de couleur brun foncé, de sorte que l'absence de pigment tégumentaire et rétinien est sans influence sur la couleur des productions cuticulaires en général; par contre, il a été rencontré un *P. corneus* vivant, à coquille « albine », d'un blanc très pur et translucide, dont les téguments étaient normalement pigmentés (1); et l'on a même observé toute une « colonie » de *P. corneus* à coquille albine, dont les aninaux étaient brun violacé (2).

---

(1) Van den Broeck, *Excursions, découvertes et observations malacologiques faites en Belgique pendant l'année 1870.* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. V, 1871, p. 39.)

(2) Baudon, *Nouveau catalogue des Mollusques du département de l'Oise.* Beauvais, 1862, p. 30.

2. *Hyalinia helvetica* : l'exemplaire albinos ci-dessus de Berkhamsted (p. 148) avait la coquille normalement colorée; un autre, recueilli à Trémadoc (Carnarvon), portait une coquille de couleur normale, tandis que l'animal n'offrait aucune trace de pigment noir (bord du manteau, rouge); un troisième exemplaire, de Banstead (Surrey), avait une coquille blanche « albine » et l'animal pigmenté comme d'habitude (1);

3. *Limnaea peregra* : j'en ai trouvé un individu très pigmenté dans toutes ses parties (tête, pied, manteau), dont la coquille était albine; la même chose a été signalée pour *L.* « *limosa* », qui n'en est pas distinct spécifiquement (2).

On a bien cité, exceptionnellement, une coquille blanche portée par un animal entièrement blanc, par exemple pour *Helix sylvatica* (3); mais alors le renseignement relatif au pigment rétinien manquait, de sorte qu'on ne peut affirmer qu'il s'agissait d'albinos parfaits.

B. **Lamellibranches.** — Les parties colorées (pouvant faire saillie hors de la coquille) présentent parfois des différences de coloration suivant les individus. L'un des meilleurs exemples s'en trouve dans *Cyclas cornea*, où les siphons peuvent offrir toutes les teintes comprises entre le rouge orangé et le blanc jaunâtre (observations personnelles). Parmi les formes marines, *Donax trunculus* porte sur les siphons, de 6 à 8 lignes longitudinales, parfaitement symétriques, ordinairement blanc opaque, quelquefois colorées en jaune orange (4); enfin, dans les Mytilidæ, l'intensité de la pigmentation peut être très différente

---

(1) Boycott, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1914, p. 178.

(2) Van den Broeck, *Observations malacologiques*. (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. IV, 1870, p. 13 du tiré à part.)

(3) De Charpentier, *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles de la Suisse*. (Denkschr. Schw Naturw. Gesellsch., t. I, 1837, p. 6.)

(4) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie)*, p. 591.

d'un individu à l'autre, soit chez *Mytilus edulis,* soit chez *Lithodomus lithophagus* (voir IV[e] partie, 3. Lumière).

C. **Céphalopodes.** — Abstraction faite des changements de couleur dus au jeu temporaire des chromatophores, on a observé que certaines espèces sont plus foncées la nuit que le jour : *Loligo pealei* (¹).

D. A côté de la couleur des téguments, il y a lieu de noter aussi leur odeur, certains Gastropodes émettant une odeur manifestement marquée ; c'est le cas notamment pour *Hyalinia (Zonites) alliarius* : or l'odeur caractéristique y varie suivant les individus (²).

6. — TUBE DIGESTIF.

A. **Amphineures.** — *a*) Radula. — La radule des Mollusques est formée, comme on le sait, de dents disposées en rangées transversales successives ; chacune de celles-ci présente de part et d'autre d'une dent *médiane* (parfois réduite ou absente), un nombre plus ou moins considérable de dents *latérales*. Enfin, chaque dent est le plus souvent pourvue elle-même de denticules sur son bord libre.

Les caractères de cette radule et de ses dents passent généralement pour tellement réguliers et constants, qu'ils sont presque les seuls employés, avec ceux de la coquille, dans la Zoologie systématique.

Toutefois, parmi les Aplacophores, on a constaté que la forme des dents radulaires varie, par exemple chez *Dondersia festiva* et chez *Dinomenia verrucosa* (³).

(¹) Verrill, *Nocturnal and diurnal changes on the colours of certain fishes and of the squid* (Loligo), *with notes on their spleening habits.* (Amer. Journ. of Sci., vol. III, 1897, p. 135.)

(²) Johnson, fide Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 83.

(³) Nierstrasz, *Kruppomenia und die Radula der Solenogastren.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.), Bd XXI, 1905, respectivement pp. 678 et 684.)

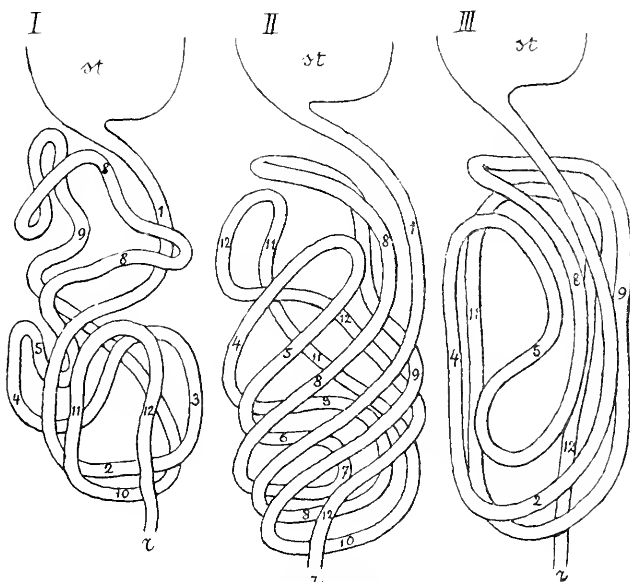


FIG. 97. — *Acanthochiton fascicularis,* circonvolutions intestinales, vue dorsale, montrant leurs variations dans des individus différents : *A*, de Rovigo ; *B*, de Naples ; *C*, de Rovigo. *r*, rectum ; *st*, estomac ; *1* à *12*, les divers tronçons successifs de l'intestin. — D'après Plate.

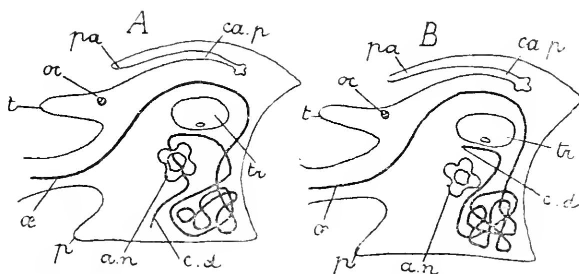


FIG. 98. — *Mucronalia variabilis,* schéma de deux individus avec extension différente du tube digestif : *A*, jusqu'au delà du système nerveux central ; *B*, n'atteignant pas les centres nerveux ; vus du côté gauche. *a. n*, anneau formé par les centres nerveux ; *ca. p*, cavité palléale ; *c. d*, cæcum terminal du tube digestif ; *oc*, œil ; *œ*, œsophage ; *p*, pied ; *pa*, manteau ; *t*, tentacule ; *tr*, trompe. — D'après Schepman et Nierstrasz.

De même, chez certains Chitonidae, il y a parfois variation de la grandeur relative des denticules de la première grande dent latérale, par exemple dans *Ischnochiton conspicuus* ([1]).

b) Foie. — Dans *Chiton siculus*, les lobes antérieurs et moyen du foie droit sont constitués ou bien de quelques acini, ou bien de quelques lobules réduits ([2]).

c) Estomac. — La paroi de l'estomac, à l'ouverture supérieure du foie droit, présente 4 *ou* 5 plis annulaires, pouvant s'unir en 2 plis, chez *Chiton siculus* ([3]).

d) Intestin. — Les circonvolutions intestinales de diverses espèces peuvent présenter des variations de nombre et de disposition ; par exemple : dans *Chaetoderma normani*, l'intestin peut être deux, trois ou plusieurs fois replié ([4]) ; de même une grande variabilité des circonvolutions intestinales a été rencontrée dans *Acanthopleura fascicularis*, chez des individus de diverses provenances ([5]) (fig. 97).

B. **Gastropodes**. — *a*) Forme générale. — *Mucronalia variabil s* est un parasite dont l'intestin se termine en cæcum; cet intestin cæcal s'étend parfois jusqu'en travers du collier nerveux œsophagien, et d'autrefois non (fig. 98) ([6]).

([1]) Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*. Teil C. (Zool. Jahrb , Suppl. V, 1901, p. 285.)

([2]) Haller, *Die Organisation der Chitonen der Adria*. I. (Arb. Zool. Inst. Wien, Bd IV, 1882, p. 27.)

([3]) Haller, *loc. cit.*, 1882, p. 29.

([4]) Nierstrasz, *Neue Solenogastren*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XVIII, 1903, p. 373.)

([5]) Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*. Teil C. (Zool. Jahrb., Suppl. V, 1901, p. 310, pl. XIII, fig. 330, 331 et 332.)

([6]) Schepman und Nierstrasz, *Parasitische und Kommensalistische Mollusken aus Holothurien*. (Voeltzkows Reise in Ostafrica in den Jahren 1903-1905, Bd IV, 1913, p. 395.)

b) Cavité buccale. — Chez *Clione limacina*, les « céphalocônes » ou cônes buccaux sont normalement au nombre de trois paires ; un certain nombre d'individus n'en montrent que deux d'un côté, souvent parce qu'un des trois cônes était profondément invaginé, et seulement un très petit nombre de fois ce troisième cône était réellement absent. Une fois, l'un d'eux était beaucoup plus petit que les autres (le plus ventral de gauche) ; enfin, dans un seul individu, sur des centaines, il y avait un quatrième cône, au côté droit, ventralement (fig. 99).

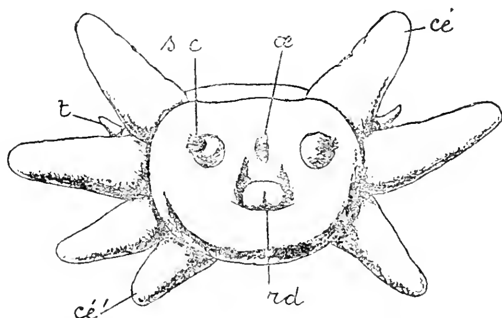


Fig. 99. — *Clione limacina*, tête avec un céphalocône supplémentaire, vue antérieure. *ce'*, céphalocône dorsal gauche ; *ce''*, céphalocône supplémentaire droit ; *œ*, orifice œsophagien ; *rd*, radule dévaginée ; *s. c*, sac à crochets ; *t*, tentacule droit. — Original.

Chez *Phyllidia pustulosa*, l'intérieur du bulbe buccal présente sur une section transversale des replis asymétriques normalement : quelques exemplaires se sont montrés symétriques à ce point de vue (¹).

c) Muscles rétracteurs du bulbe et de la trompe. — Dans *Nassa reticulata*, les rubans musculaires radiaires du sommet de la trompe s'unissent le plus fréquemment en faisceaux, par

---

(¹) Bergh, *Bidrag til Kundskab om Phyllidierne*. (Naturhist. Tidsskr., 3e série, t. V, 1869, pl. XXI, fig. 12 à 14.)

nombre variable : de 4 à 6 [1]. Dans la même espèce, la musculature longitudinale de la paroi de la trompe présente par places seulement quelques faisceaux et peut manquer tout à fait [2].

Chez *Buccinum undatum*, le rétracteur de la papille du bulbe comprend un gros faisceau unique et plusieurs autres de nombre variable [3].

Les muscles rétracteurs de la trompe de *Doriopis gemmacea* comprennent de chaque côté 2 ou 3 faisceaux musculaires attachés à la paroi du corps [4].

Les muscles rétracteurs du bulbe chez *Testacella haliotidea* sont, de chaque côté, au nombre de 12 à 15, sans que ces nombres soient absolument constants [5].

Dans *Helix pomatia*, les muscles protracteurs du bulbe sont variables d'un individu à l'autre, en nombre, en grosseur et en forme [6] et les muscles radulaires antérieurs y sont formés de deux ou trois plans musculaires [7].

d) Ventouses sur les appendices céphaliques des Pneumonodermatidae. — Le nombre en est variable suivant les individus, dans presque toutes les espèces : chez *Dexiobranchaea ciliata*,

---

(1) Oswald, *Der Rüsselapparat der Prosobranchier*. (Jen. Zeitschr., Bd XXVII, 1894, p. 138.)

(2) *Ibid.*, p. 132.

(3) Amaudrut, *La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes*. (Ann. des Sci. nat. [Zool.], 8e série, t. VII, 1898, p. 117.)

(4) Hancock, *On the Anatomy of* Doridopsis. (Trans. Linn. Soc. London, vol. XXV, 1865, p. 190.)

(5) De Lacaze-Duthiers, *Histoire de la Testacelle*. (Arch. Zool. Expér., 2e série, t. X, 1888, p. 497.)

(6) Paravicini, *Ricerche anatomiche ed istologiche sul Bulbo Faringo dell'* Helix pomatia. (Boll. Mus. zool. Univ. Torino, vol. XI, 1896, pp. 18 à 41.)

(7) Loisel, *Sur l'appareil musculaire de la radule chez les* Helix. (Journ. Anat. et Physiol., t. XXVIII, 1883, p. 570 [muscle allant de l'artère pharyngienne aux téguments, entre le grand et le petit tentacule].)

de 6 à 9 [1]; chez *D. paucidens*, de 11 à 13 [2]; chez *D. polycotyla*, de 10 à 12 [3].

Spongiobranchaea australis en a montré de 8 à 10 [4]; *Pneumonoderma mediterraneum*, 6 ou 7 [5]; *P. peroni*, de 80 à 100 [6]; *P. violaceum*, de 15 à 20 [7]; *P. eurycotylum*, de 16 à 30 [8].

e) Dents des sacs a crochets. — Leur nombre varie dans chacune des diverses espèces de Gymnosomes, et probablement aussi chez les Aplysiens en général; ainsi, par exemple : chez *Pneumonoderma* (probablement *P. mediterraneum*), de 100 à 130 [9]; *P. pymaeum*, environ 40 [10]; *Dexiobranchaea paucidens*, 4 à 6 [11]; *D. polycotyla*, environ 10 [12]; *D. ciliata*, 30 à 40 [13]; *D. macrochira*, de 16 à 20 [14]; *Spongiobranchaea australis*, environ 20 [15]; *Clionopsis krohni*, environ 60 [16];

---

(1) Pelseneer, *Report on the Pteropoda*, part I. *Gymnosomata*. (Zool. Challenger Expedit., part LVIII, 1887, p. 15.)

(2) Boas, *Spolia atlantica. Bidrag til Pteropodernes Morfologi og Systematik samt til Kundskaben om deres geografiske Udbredelse.* (Vidensk. Selsk. Skr., 6 Raekke, Laturvid. og math. Afd., IV, 1886, p. 160.)

(3) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 17.

(4) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 19.

(5) *Ibid.*, p. 26.

(6) Tesch, *Pteropoda*. (Das Thierreich, 36 lief., 1913, p. 113.)

(7) *Ibid.*, p. 113 (d'après Kwietniewski, *Contribuzioni alla conoscenza anatomico-zoologica degli Pteropodi Gimnosomi* [Ricerche Labor. Anat. Roma, vol. IX, 1903, p. 62] (il pourrait y en avoir jusqu'à 35, chez des individus très âgés).

(8) Meisenheimer, *Pteropoda*. (Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Expedit., 1905, p. 51.)

(9) Keferstein, *Klassen und Ordnungen der Weichthiere*. (Bronn's Thierreich, III Bd, 2te Abth., 1862, p. 598.)

(10) Tesch, *loc. cit.*, p. 117.

(11) Kwietniewski, *loc. cit.*, p. 56.

(12) *Ibid.*, p. 57.

(13) Boas, *loc. cit.*, p. 160.

(14) Meisenheimer, *loc. cit.*, p. 47.

(15) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 20.

(16) Kwietniewski, *loc. cit.*, p. 63.

C. grandis, de 60 à 70 (1); *Paedoclione doliiformis*, de 5 à 8 (2); *Clione limacina*, de 16 à 32 (3); *C. flavescens*, environ 10 (4); *C. longicaudata*, environ 12 (5); *Fowlerina hjorti*, 13 ou 14 (6); *Microdonta longicollis*, environ 17 (7).

f) Mandibules. — La forme, l'épaisseur et le nombre de leurs côtes peut varier assez bien chez des individus de même taille, dans de nombreuses espèces de Pulmonés stylommatophores. C'est le cas notamment chez : *Helix hortensis* et *H. nemoralis* (8); dans *Hadra argillacea*, il a été observé un individu dont la mandibule était de forme très fort arquée, retrécie au milieu et portant des crêtes plus nombreuses que normalement (9) (fig. 100).

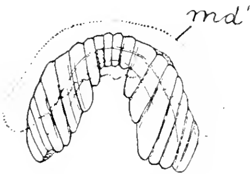


Fig. 100. — *Hadra argillacea*, mandibule de forme inusitée, vue antérieure. *md'*, contour en pointillé d'une mandibule normale. — D'après Wiegmann.

Les côtes ou crêtes transversales, séparées par des sillons, sont en nombre variable dans les diverses espèces de Helicidae, etc. : 6 à 15 dans *Helix aspersa*; 3 à 5 chez *H. serpentina*; 2 à 4 chez *H. foetens*; 7 à 9 chez *H. fructicum* et *H. lineata*;

---

(1) Boas, *loc. cit.*, p. 169.

(2) Danforth, *A new Pteropod from New England* (Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. XXXIV, 1907, p. 2.)

(3) Eschricht, *Anatomische Untersuchungen über die* Clione borealis. Copenhague, 1838, p. 10.

(4) Kwietniewski, *loc. cit.*, p. 75.

(5) *Ibid.*, p. 76.

(6) Bonnevie, *Pteropoda*. (Rep. Sci. Results « Michael Sars » Exped., 1910, vol. III, part 1, 1913. p. 78.)

(7) *Ibid.*, p. 80.

(8) Crowther, *Molluscan Jaws : their Variation in* Helix nemoralis, H. hortensis *and var.* hybrida. (Science Gossip, January 1883.)

(9) Wiegmann. *Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels*. (Zool. Ergebn. einer Reise in Niederl. Ost-Indien Max Weber, III Bd, 1 Heft, p. 173, pl. XIII, fig. 8.)

15 à 20 chez *H. variabilis* (1); 6 ou 7 chez *Euhadra eris* (2); 4 ou 5 chez *Fruticocampylaea przewalskii* (3); 4 ou 5 chez *Rhagada solorensis* (4); des variations analogues ont encore été observées dans *Helix arbustorum*, *Hyalinia helvetica* (5), *Hadra argillacea* et *Amphidromus contrarius* (6), etc. Enfin la mâchoire de *Succinea ovalis* est également sujette à des variations plus ou moins marquées (7).

Il a été rencontré un *Helix aspersa* tout à fait dépourvu de mandibule et n'ayant à la place de cet organe qu'une simple bande tégumentaire dure (8).

Dans les Pulmonés Basommatophores, il a été signalé que : chez des Limnées, les mâchoires sont sujettes à des variations sensibles dans la même espèce (9).

Dans les Pleurobranchidés en général, les mandibules sont formées de multiples pièces semblables, denticulées sur leur bord libre. Le nombre de ces dents marginales est inconstant chez presque toutes les espèces, et peut varier d'une ou plusieurs unités suivant les individus, ou même suivant les pièces mandibulaires dans un même individu; exemples :

Pleurobranchus tuberculatus, 4 ou 5 denticules de part et

---

(1) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 35.

(2) Wiegmann, *Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien*. (Ann. Mus. Zool. Saint-Pétersbourg, vol. V, 1900, p. 91, pl. II, fig. 76.)

(3) *Ibid.*, pl. III, fig. 114 et 115.

(4) Wiegmann, *Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels*. (Loc. cit., p. 169, pl. XII, fig. 15 et 16.)

(5) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, part XX, respectivement p. 420, fig. 479 et 480, et p. 464, fig. 540 à 542.)

(6) Wiegmann, *Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels*. (Loc. cit., respectivement p. 173 [11 à 18 crêtes] et p. 209, pl. XV, fig. 12 et 13.)

(7) Walker, *On the variation in the jaw of* Succinea ovalis (*Lansing*). (Rep. Michigan Acad. Sci., vol. VI, 1904, p. 187.)

(8) Collinge, *Abnormal* Helix aspersa. (Journ. of Conch., vol. IV, 1885, p. 374 [ce spécimen avait d'ailleurs aussi une radule incomplètement développée].)

(9) Roszkowski, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman*. (Loc. cit., 1914, p. 467 [confirmation de la constatation faite par Baker à ce sujet].)

d'autre, sur chaque pièce, le denticule médian étant quelquefois bifurqué (1); *Susania testudinaria*, 1 ou 2 denticules latéraux, le médian, exceptionnellement bifurqué (2) (fig. 101); *Oscanius membranaceus*, 1 ou 2 denticules latéraux (3); *Oscaniella lugubris* et *O. purpurea*, 2 ou 3 (4) (fig. 102); *O. purpurascens*, 1 ou 2 (5); *Berthella inoperta*, 2 ou 3 (6); *B. citrina*, 0, 1 ou 2 denticules latéraux (7).

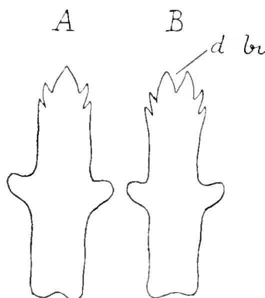


Fig. 101. — *Pleurobranchus (Susania) testudinarius*, deux pièces mandibulaires : *A*, avec denticule médian simple; *B*, avec denticule médian exceptionnellement bifide (*d. bi*). — D'après Vayssière.

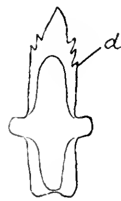


Fig. 102. — *Pleurobranchus (Oscaniella) purpureus*, pièce mandibulaire avec un denticule supplémentaire (*d*) d'un côté. — D'après Bergh.

Des variations des mandibules ont encore été reconnues dans *Microdonta longicollis*, où cet appareil peut porter

(1) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*. (Ann. Mus. Mars. [Zool.], t. II, 1885, p. 128, fig. 118*d*.)

(2) Vayssière, *Monographie de la famille des Pleurobranchidés*. (Ann. des Sci. nat. [Zool.], 8e série, t. VIII, p. 360, pl. XXIII, fig. 137.)

(3) Vayssière, *loc. cit.*, p. 386.

(4) Bergh, *Die Opisthobranchiata der Siboga-Expedition*. (Résult. Expédit. Siboga, part XXV, 1905, respectivement pl. XI, fig. 19 et pl. XI, fig. 25.)

(5) *Ibid.*, pl. XI, fig. 32.

(6) *Ibid.*, pl. XII, fig. 8.

(7) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranches de la mer Rouge et du golfe d'Aden* (Ann. Faculté Sci. Marseille, t. XVI, fasc. II, 1906, pl. I, fig. 13.)

8 ou 9 épines (¹); chez *Janus cristatus,* où chacune des deux mandibules présente à son bord libre de 6 à 13 denticules, d'après les observations et les figures de divers auteurs (²).

g) Radula. — Dans une même espèce, le nombre de dents par rangée transversale, et le nombre de ces rangées elles-mêmes peut varier déjà suivant l'âge, notamment chez les Pulmonés, les Opisthobranches et les Rhipidoglosses (³).

Mais pour le même âge, dans la même espèce, il y a aussi variation du nombre et de la forme des dents, d'un individu à un autre. On a déjà vu la chose chez les Amphineures (plus haut, p. 152) et on la reverra plus loin chez les Céphalopodes; mais c'est dans les Gastropodes qu'elle est le plus manifeste.

Chez ces derniers, elle porte le plus souvent sur la forme et le nombre des denticules des dents radulaires. Et cette variation

---

(¹) Bonnevie, *Pteropoda.* (Loc. cit., p. 80.)

(²) Alder and Hancock, *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca.* (Ray Society, 1851, pl. XLIII, fig. 3 [une douzaine].) — Blanchard, *Recherches sur l'organisation des Opisthobranches.* (Ann. des Sci. nat., 3e série, t. XI, 1849, pl. IV, fig. 3 [6 ou 7 dents].) — Sars, *Mollusca regionis arcticae Norvegiae.* (Univ. Progr. Christiania, 1878, pl. XV, fig. 7 [8 denticules].) — Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille,* part. II. (Ann. Mus. Marseille, t. III, 1888, p. 30, pl. VII, fig. 144 [7 ou 8].) — Trinchese, *Aeolididae e famiglie affini.* (Atti R. Accad. Lincei, 3e série, Mem. sci. fis. mat. nat., vol. IX, 1882, pl. XL [6 à 9].) — Enfin, d'après mes observations personnelles, ces dents peuvent être au nombre de 7 à 10, sans que les individus les plus grands en possèdent le plus.

(³) Par exemple, dans divers *Limax* et *Helix* (Wiegmann, *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Reibeplatte und des Kiefers bei den Landschnecken* [Jahrb. Malak. Ges., Bd III, 1876, pp. 200, 203, 205 et 211]); chez *Limax campestris, Zonitoides arboreus, Polygyra tridentata, Patula striatella* (Sterki, *Growth Changes of the Radula in Land-Mollusks* [Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 1895, pp. 390 et suiv., pl. X et XI]). — Parmi les Opisthobranches: chez *Haminea cornea, Aplysia fasciata, A. depilans, Pleurobranchus (Oscanius) membranaceus,* et surtout chez *Tylodina citrina* (Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille,* part. I [Loc. cit., respectivement pp. 20, 63, 67, 124 et 156]); chez *Clione limacina* (Pelseneer, *Report on the Pteropoda,* part I. *Gymnosomata* [Loc. cit., pp. 46 et 49]), etc.

peut être si grande, que dans certains cas, elle rend presque illusoire le caractère spécifique tiré de la radula.

C'est ainsi qu'un des plus expérimentés parmi les naturalistes qui ont étudié les radules de Mollusques, le Prof[r] Gwatkin, a pu écrire que : « in the Buccinidae, the individual variations seems greater than the specific, and in huge genera, like *Clausilia* and *Achatinella*, the species cannot generally be distinguished by the radula » ([1]). A propos des espèces océaniques de *Littorina*, il a été reconnu qu'il en est de même ; et un auteur a déclaré que : « I have examined hundreds, and can make nothing of them, that can at all be depended on from their extremely variable structur » ([2]) ; tandis qu'un autre ajoute : « the variation in the radula of the Littorinae, which I have examined, is so great that I have not found any constant character separating even the three well defined species, *Littorina littorea*, *L. rudis* and *L. obtusata* » ([3]). De même encore dans les Hétéropodes, « la radula n'est pas utilisable dans la systématique » ([4]) et « ne peut notamment pas servir à distinguer les espèces de *Pterotrachaea* » ([5]). Enfin, même parmi les Scaphopodes, « manche Gattungen von Dentalien haben dieselbe radula » ([6]). On verra plus loin que les dents

---

([1]) Gwatkin, *Some Molluscan Radulae*. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1914, p. 143.) — Le même auteur s'exprime encore à ce sujet de la façon suivante : « The radula varies so much in *Buccinum*, that I consider it, for that family, worthless as a character, the individual variations being greater than the specific » (in Marshall, *Additions to « British Conchology »* [Journ. of Conch., vol. XIII, 1911, p. 198]).

([2]) Clark, *A History of the British marine Testaceous Mollusca*. London, 1855, p. 352.

([3]) Johansen, *On the Variations observed in some Northern species of* Littorina. (Vidensk. Meddel. naturhist. Foren. Kjöbenhavn, 1901, p. 305.)

([4]) Tesch. *Die Heteropoden der Siboga-Expedition*. (Résult. Explor. Siboga, part LI, 1906, p. 84.)

([5]) *Ibid.*, p. 86.

([6]) Plate, *Prinzipien der Systematik*, in Abstammungslehre, Systematik, Palaeontologie, Biogeographie (Hertwig und Wettstein) : Teil III, abt IV, 1914, p. 148.

radulaires varient aussi dans les Céphalopodes. Enfin, chez les Annélides Polychètes, les appareils correspondants (dents pharyngiennes) présentent la même remarquable variabilité (1).

Aussi a-t-on pu conclure que : « Year by year we are gaining a greater knowledge of the variation in the number and arrangement of the radular teeth » (2). C'est au point que des conchyliologistes, ravis de voir les caractères radulaires aussi inconstants, les proclament inférieurs aux caractères de la coquille (3).

Ce manque de fixité de la radule, comme des autres caractères, a été reconnu chez la généralité des Gastropodes :

Paludina vivipara, variation du nombre des denticules des dents latérales (7 à 9) et marginales (10 à 12) (4).

Littorina. — Dans un même *L. parva*, 3 à 5 denticules à la dent centrale ; 3 à 8, suivant des spécimens différents (5). Dans *L. littorea*, à la troisième dent latérale, de 4 à 7 denticules (6). Dans *L. rudis* (var. *tenebrosa*), la variabilité va, pour la troisième dent latérale, de 3 à 7 denticules ; pour la première latérale, de 3 à 6 ; pour la centrale, de 3 à 5 (7). Et d'une façon générale, dans ce genre « the number of denticles is unsuitable for determining the species » (8).

Naticidae. — *Natica clausa*, radule beaucoup plus étroite dans les individus d'eau profonde ; *Lunatia pallida*, 1 à 3 denticules aux dents latérales ; *Velutina velutina*, 5 à 9 denticules

---

(1) Par exemple, chez *Nereis* (Hefferan, *Variation in the Teeth of* Nereis [Biol. Bull., vol. II, 1900, p. 129].)

(2) Chaster, *Species and Variation*. (Journ. of Conch., vol. XII, 1907, p. 29.)

(3) « Similarity of lingual denticles should be subordinate to shell characters. » (Grabau, *Studies of Gastropoda*, II. [Amer. Natur., vol. XXXVII, 1903, p. 537].)

(4) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, 1899, p. 265.

(5) Johansen, *On the Variations observable on some Northern species of* Littorina. (Vid. Meddel. naturh. Foren. Copenhague, 1901, p. 296.)

(6) *Ibid.*, p. 298.

(7) *Ibid.*, p. 300.

(8) *Ibid.*, p. 305.

aux dents latérales; *Marsenina glabra,* 1 à 3 denticules, de chaque côté, sur la dent médiane, parfois un denticule bifide; *Oncidiopsis glacialis,* dent marginale denticulée ou lisse (¹). *Marsenia (Lamellaria) perspicua,* dent médiane avec 5 à 8 denticules de chaque côté (²).

Pedicularia sicula, dent médiane avec un nombre de denticules variable de 11 à 15 (³).

Hétéropodes. — Dent centrale de *Firoloides kowalevskii* avec 4 à 6 petits denticules, et *F. desmaresti* avec 5 à 7 (⁴); variation dans le nombre des dents palatines : 4 à gauche, 5 à droite, ou réciproquement, chez *Pterotrachaea mutabilis* (⁵).

Voluta (Volutolyria) musica, où la dent centrale peut présenter de petits denticules supplémentaires accidentels, en plus des 12 normaux (⁶).

Turricula corrugata (de la famille des Mitridae), avec la dent centrale à denticules variables (⁷).

Buccinidae et Nassidae. — La variabilité de forme des dents radulaires paraît y atteindre son point culminant; elle s'est révélée très fréquente dans les divers genres qui ont été examinés; notamment pour la dent médiane (les latérales variant aussi et pouvant même être asymétriques). *Buccinum undatum,* avec dent médiane portant de 3 à 9 denticules et tous les inter-

---

(1) ODHNER, *Northern and arctic Invertebrata in the Collection of the swedish State Museum.* VI. *Prosobranchia Semiproboscidea.* (K. SVENSKA VETENSK. AKAD. HANDL., Bd L, n° 5, 1913, respectivement pp. 22, 39 et 64; pp. 53 et 74.)

(2) BERGH, in SCHEPMAN, *The Prosobranchia of the Siboga-Expedition,* part I. (RÉSULTATS DES EXPLORATIONS DU SIBOGA. Monographie XLIX, 1*a*, 1908, p. 105.)

(3) Respectivement TROSCHEL, *Das Gebiss der Schnecken.* Berlin, 1856; et LOVEN, *Malacozoologi.* (OFV. KONGL. VET. AKAD. FORHANDL., 1847, pl. IV.)

(4) VAYSSIÈRE, *Mollusques Hétéropodes provenant des campagnes des yachts « Hirondelle » et « Princesse Alice ».* (RÉSULTATS CAMPAGNES SCI. ALBERT DE MONACO, fascicule XXVI, respectivement pp. 46 et 47.)

(5) TESCH, *Die Heteropoden der Siboga-Expedition.* (RÉSULT. EXPLOR. SIBOGA, part LI, 1906, p. 88.)

(6) FISCHER, *Note sur l'anatomie de* Voluta musica. (JOURN. DE CONCH., t. XXVII, 1879, p. 102.)

(7) TROSCHEL, *loc. cit.*

médiaires ([1]), une variation d'une à deux unités pouvant même se rencontrer dans le même individu, avec augmentation du nombre, d'avant en arrière. *B. groenlandicum* montre de 3 à 6 denticules à la dent médiane ([2]).

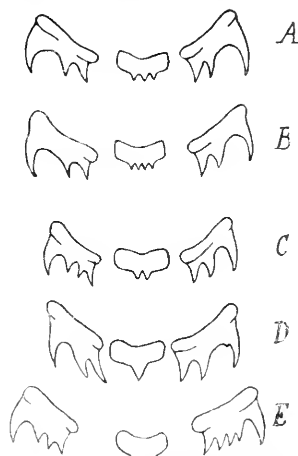


Fig. 103. — *Neptunea antiqua*, une rangée transversale de la radule de cinq individus différents (asymétrie dans *C* et *E*.) — D'après Lebour.

Des variations de la radule ont aussi été signalées, mais non décrites, dans les espèces du genre *Sipho* ([3]). D'autre part, chez *Neptunea antiqua*, la dent médiane présente de 1 à 5 denticulations (fig. 103); chez *Volutopsis norvegicus*, 4 ou 5, tandis que chez *Buccinopsis berniciensis*, le nombre des denticules de la dent latérale varie de 6 à 12 ([4]).

Dans *Nassa siquijorensis*, il a été trouvé 11 denticules à la dent radulaire médiane, chez une femelle, et 14 chez un mâle : d'où l'hypothèse émise d'abord, que la différence était d'ordre sexuel ([5]). Les autres espèces du genre *Nassa* montrent égale-

---

([1]) Friele, *Ueber die Variationen der Zahnstructur bei dem* Genus Buccinum. (Jahrb deutsch. Malac. Gesellsch., Bd VI, 1879, pp. 257 et 258); et *Buccinidae of the Norwegian North-Atlantic Expedition.* (Norske Nordhavns-Expedition, vol. VIII, 1882, pl. V.) — Collin, *Om Limfjordens tidligere og nuvaerende marine Fauna.* Copenhague, 1884. — Bailey, *Variations in Radula.* (Journ. of Malacology, vol. IV, 1895, p. 52.) — Lebour, *On Variation in the Radulae of certain* Buccinidae. (Journ. of Conch., vol. XI, 1906, p. 283.) — Irving, *Variation on teeth of Whelk.* (Naturalist, 1911, p. 357.)

([2]) Friele, *loc. cit.*, p. 260. — Cet auteur trouve dans les radules des Buccins, des formes de transition entre différentes espèces, notamment entre *B. undatum* et *B. groenlandicum,* et même entre d'autres espèces ou prétendues espèces de certains auteurs; il émet l'hypothèse que ces intermédiaires seraient des hybrides!

([3]) Friele, *loc. cit.*, p. 263.

([4]) Lebour, *loc. cit.*, respectivement pp. 285 et 286 (la variabilité atteint 43 °/₀ dans *Neptunea antiqua,* 50 °/₀ dans *Buccinum undatum*).

([5]) Troschel, *Das Gebiss der Schnecken.* Berlin, t. II, 1863, p. 963. — Un nombre *pair* de denticules a aussi été observé dans *N. arcularia,* par Loven, *Malacozoologi.* (Loc. cit., pl. V.)

ment cette variabilité des dents radulaires et surtout de la médiane. J'ai examiné spécialement *N. reticulata* à ce point de vue, et voici ce que j'y ai reconnu : à la dent centrale de la radule, plus encore que dans les autres formes voisines, il y a de grandes et fréquentes variations quant à la forme et au nombre des denticules. La dent normale (ainsi que l'ont indiqué Loven, Troschel et Sars) possède 1 denticule médian et 5 denticules latéraux symétriques, dont les extrêmes sont plus petits que les autres : il y a ainsi 11 denticules, et cela dans les deux sexes, sur toute la longueur de la radule (une centaine de rangées).

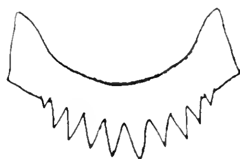


Fig. 104. — *Nassa reticulata*, dent radulaire centrale dépourvue de denticule médian et présentant cinq paires de denticules latéraux. — Original.

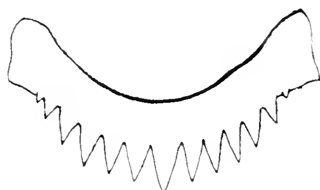


Fig. 105. — *Nassa reticulata*, dent centrale d'une radule sans denticule médian et à six paires de denticules latéraux. — Original.

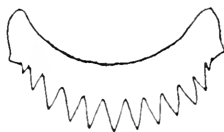


Fig. 106. — *Nassa reticulata*, dent centrale d'une radule avec denticule médian et à six paires de denticules latéraux. — Original.

Mais il y a des cas où s'observent seulement 10 denticules (pas de denticule médian, et de chaque côté 5 denticules latéraux : fig. 104); dans d'autres individus, il existe 9 denticules : 1 denticule médian avec 4 latéraux symétriquement disposés de chaque côté. Enfin, le nombre dépasse souvent aussi la moyenne normale de 11 et atteint 12 (nombre observé bien des fois : fig. 105) et même 13 (plus rarement : fig. 106), chaque fois sur toute la longueur de la radula.

Le grand nombre d'individus examinés permet d'établir qu'au point de vue du nombre des denticules, le « mode » est *supérieur* à la moyenne, et que dans cette espèce il y a une orientation vers l'augmentation du nombre des denticules (pareille constatation peut se faire chez *Buccinum undatum*, *Neptunea antiqua* et *Volutopsis norvegicus*) (1).

D'autre part, dans une radule avec 9 denticules aux dents médianes de la partie antérieure, la portion postérieure de la radula offrait 10 denticules sur ces mêmes dents médianes. Et l'examen de la région moyenne a révélé la particularité suivante : avant le milieu de la radula, le denticule médian de la dent centrale commence à se diviser très légèrement ; dix-huit rangs plus loin, ce denticule est remplacé par 2 autres, semblables à leurs voisins, ce qui fait en tout 10 denticules. Mais sur les dix-huit rangées intermédiaires, il y avait toutes les transitions successives entre 1 denticule indivis et 2 denticules entiers égaux, c'est-à-dire que le dixième denticule de la partie postérieure n'apparaît pas *brusquement* et que la variation n'est donc pas ici brusque et discontinue (fig. 107). Un exemple analogue de nombre de denticules diffèrent en deux régions différentes de la radule, avec denticule bifide dans la zone intermédiaire, a déjà été observé dans *Buccinum undatum* (2) ;

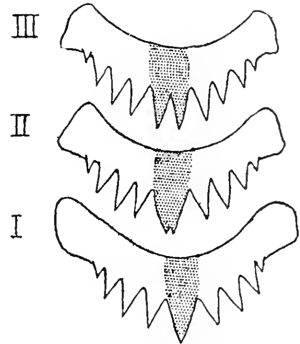


Fig. 107. — *Nassa reticulata*, trois dents centrales de différentes régions de la radula d'un même individu, montrant la division *progressive* d'un denticule et la formation de deux denticules à ses dépens : I, dans la partie antérieure ; II, quelques rangées plus loin ; III, dix-huit rangs plus loin en arrière. — Original.

(1) D'après Lebour, *loc. cit.*

(2) Friele, *Ueber die Variationen der Zahnstructur bei dem* Genus Buccinum. (Jahrb. deutsch. Malacoz. Gesellsch., 1879, p. 258, pl. V, fig. 4.)

et la bifidité de denticules a encore été rencontrée chez *B. pulchellum* (1). Ces observations précises ne permettent pas d'admettre l'explication purement *théorique* de l'apparition de denticules supplémentaires par variation discontinue (2).

Chez *Fasciolaria trapezina*, les longues dents latérales sont parfois asymétriques par le nombre de leurs denticules (3).

Chez *Strombus gigas*, les dents latérales ont de 3 à 5 denticules, les marginales externes de 4 à 6 (4). *Terebellum subulatum* montre de 7 à 9 denticules à la dent médiane et des variations analogues aux dents latérales et marginales (5).

Les dents en forme de flèche des *Pleurotoma* ont aussi été renseignées comme dépourvues de caractère spécifique constant (6).

Opisthobranches. — *Bulla striata*, dont la dent médiane présente de 7 à 9 denticules, ordinairement simples, mais aussi parfois bi- ou trifurqués, et dont la première dent latérale montre 7 ou 8 denticules (7). Chez *B. ampulla*, il y a 12 ou 13 denticules sur la dent médiane (8).

Sur un individu de *Scaphander lignarius*, il a été observé à chaque dent un prolongement latéral denticulé sur sa face interne; sur d'autres, il a été trouvé des dents latérales rudimentaires (9).

---

(1) Sars, *Mollusca regionis arcticae Norvegiae*, pl. X, fig. 10.

(2) Bateson, *Materials for the Study of Variation*, p. 263 (« presumably arisen discontinuously »).

(3) Cooke, *Molluscs*. (Cambridge Natural History, vol. III, p. 221, fig. 121.)

(4) Bergh, *Beiträge zur Kenntniss der Strombiden, besonders der Gattung* Terebellum. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd VIII, 1895, p. 354.)

(5) Bergh, *loc. cit.*, p. 373.

(6) Friele, *loc. cit.*, p. 263.

(7) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*. (Ann. Mus. Marseille, t. II, 1885, p. 16.)

(8) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranchesde la mer Rouge et du golfe d'Aden*. (Ann. Faculté Sci. Marseille, t. XVI, 1906, p. 19.)

(9) Vayssière, *Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés*. (Ann. des Sci. nat. [Zool.], 6e série, t. IX, 1880, pp. 82 et 83.)

Gastropteron meckeli a les dents latérales de hauteur variable et à nombre variable de denticules : 10 à 18 [1]; chez *G. pacificum,* ce nombre varie de 12 à 20, et il a été rencontré une dent latérale à pointe bifurquée [2].

Dans *Ptisanula limnaeoides,* la dent médiane peut avoir de 7 à 9 denticules [3].

Parmi les Aplysiens, il a été signalé chez *Aplysia* — mais sans nom d'espèce — une variation considérable de la radule [4]. *Notarchus punctatus* montre à la dent médiane de 5 à 7 denticules [5]; *N. indicus* en a de 9 à 11 [6].

Chez *Pleurobranchaea meckeli,* la dent centrale est ordinairement absente, mais parfois présente [7].

Chromodoris runcinata, chez un individu, a montré un petit denticule supplémentaire à la base du crochet extérieur de la plupart des dents [8]. Chez *C. festiva,* parmi les dents latérales, il y a souvent des dents irrégulières, sans denticules [9].

Chaque dent médiane de *Nembrotha lineolata* est pourvue de 4 ou 5 denticules [10].

---

(1) BERGH, *Die Gattung* Gastropteron. (ZOOL. JAHRB. [ANAT. UND ONTOG.], Bd VII, 1894, p. 297.)

(2) BERGH, *loc. cit*, p. 305, pl. XVII. fig. 21.

(3) ODHNER, Ptisanula limnaeoides, *a new Arctic Opisthobranch, its Anatomy and Affinities.* (ARKIV FÖR ZOOL. [K. SVENSK. VETENSK. AKAD. STOCKHOLM], Bd VIII, n° 25, 1914, p. 4.)

(4) Fide SYKES, *Variation in recent Mollusca.* (PROC. MALAC. SOC. LONDON, vol. VI, 1905, p. 256.)

(5) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille.* (LOC. CIT., 1885, p. 84.)

(6) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranches de la mer Rouge et du golfe d'Aden.* (ANN. FACULTÉ SCI. MARSEILLE, t. XVI, 1906, p. 76.)

(7) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille.* (LOC. CIT., 1885, pp. 130 et 131.)

(8) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranches de la mer Rouge et du golfe d'Aden.* (ANN. FACULTÉ SCI. MARSEILLE, t. XX, 1912, p. 50, pl. IV, fig. 49 bis)

(9) BERGH, *Ueber einige verkannte und neue Dorididen.* (VERH. K. K. ZOOL. BOT. GESELLSCH. WIEN, Bd XLIII, 1893, p. 418, pl. IV, fig. 22.)

(10) BERGH, *Die Opisthobranchiata der Siboga-Expedition.* (RÉSULT. EXPLOR. SIBOGA, monogr. L, 1905, p. 200.)

Les dents latérales de *Corambe testudinaria* peuvent avoir 6 ou 7 denticules (¹).

La dent médiane de *Eolis papillosa* peut porter de 30 à 51 denticules (²). Beaucoup d'autres Éolidiens sont dans le même cas : *E. (Aeolidiella) glauca,* environ 33 de chaque côté en moyenne, ce nombre pouvant tomber à 27 (³); *E. (Cuthona) aurantiaca* en présente 6 à 8 (⁴); *E. (Cuthona) nana,* de 11 à 15 (⁵);

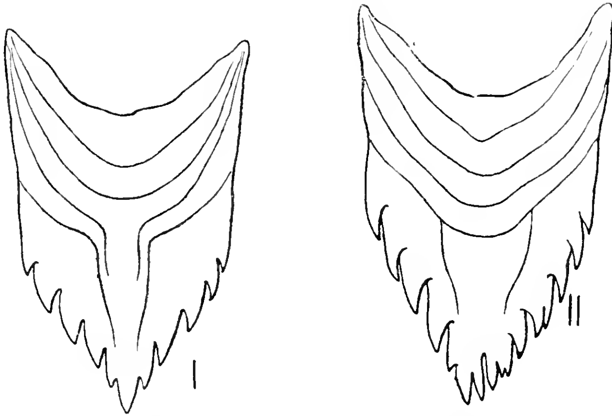


Fig. 108. — *Eolis (Facelina) drumondi,* I, une dent d'une radule normale; II, une dent anormale d'une autre radule. — D'après Trinchese.

(¹) Fischer, *Recherches anatomiques sur un Mollusque Nudibranche appartenant au genre* Corambe. (Bull. sci. France et Belgique, t. XXIII, 1891, p. 370.)

(²) Alder and Hancock, *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca.* (Ray Society, 1855, pl. XLVII [about 46], 51 sur la figure 4.) — Sars, *Mollusca regionis arcticae Norvegiae.* Christiania, 1878, p. 318 (30 à 40). — Loven, *loc. cit.,* pl. III, en figure 37. — Cooke, *loc. cit.,* p. 229, fig. 134 (45).

(³) Alder and Hancock, *loc. cit.,* pl. XLVII : environ 33 en moyenne, 28 sur la figure 5. — Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille.* (Ann. Mus. Marseille, t. III, 1888, p. 111 : de 27 à 30.)

(⁴) Alder and Hancock, *loc. cit.,* pl. XLVII, fig. 21 : 6. — Sars, *loc. cit.,* p. 321 : environ 8.

(⁵) Hancock and Embleton, *On the Anatomy of* Eolis. (Ann. Mag. Nat. Hist., 1re série, vol. XV, pl. III, fig. 3 : 14 ou 15. — Alder and Hancock, *loc. cit.,* pl. XLVII, fig. 17 : 11. — Sars, *loc. cit.,* pl. XVI, fig. 9 : 13.

E. (Amphorina) coerulea, de 5 à 13 (1); *E. (Amphorina) olivacea*, 11 à 15 (2); *E. (Coryphella) pellucida*, de 15 à 19 (3); *E. (Facelina) drumondi*, de 11 à 19 (4) (fig. 108).

Pleurophyllidia californica a des dents latérales qui peuvent être simples, bifides ou trifides (5). *P. vasconica* a normalement sur les dents latérales de 3 à 8 denticules, et même anormalement jusqu'à 12 (6).

Dirona picta peut avoir de 4 à 7 denticules sur la première dent latérale (7).

Pulmonés. — Chez *Amphibola nux-avellana*, la dent médiane n'est pas toujours 5-cuspidée, comme il est répété partout depuis 1878 (8); elle a souvent plus de 5 denticules : 6, 7, 9 et jusqu'à 13! Il arrive même que certains denticules soient bifides (fig. 109).

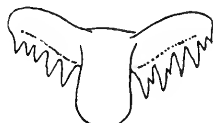


Fig. 109. — *Amphibola nux-avellana*, dent médiane de la radule, avec denticules asymétriques. — Original.

Les dents latérales de *Chilina dombeyi* présentent normalement 4 denticules dans la région intérieure de la radule, et 5 dans

---

(1) Vayssière, *loc. cit.*, 1888, p. 64, pl. V, fig. 67 : 11 à 13. — Eliot, *Notes on some British Nudibranchs.* (Journ. Mar. Biol. Assoc. vol. VII, 1906, p. 367, pl. XI, fig. 17 : 5 à 11.)

(2) Hancock and Embleton, *loc. cit.*, p. 9 (about 12), pl. II, fig. 14 : 11. — Sars, *loc. cit.*, pl. XVI, fig. 8 : 13 ou 14.

(3) Alder and Hancock, *loc. cit.*, pl. XLVII : 15 dans le texte, 17 sur la figure 12. — Sars, *loc. cit.*, pl. XVI, fig. 4 : 19.

(4) Alder and Hancock, *loc. cit.*, dans le texte : 15. — Sars, *loc. cit*, pl. XVI, fig. 4 : 19. — Trinchese, *Aeolididae e famiglie affini.* (Atti R. Accad. d. Lincei, 3e série, Mem. Sci. fis., math. e nat., vol. XI, 1882, p. 46, pl. XVIII, fig. 6 et 7 : 11 à 14.)

(5) Bergh, *Weitere Beiträge zur Kenntniss der Pleurophyllidien.* (Verh. K. K. zool.-bot. Gesellsch. Wien, 1890, p. 8, pl. I, fig. 3 et 12.)

(6) Cuénot, *Contributions à la faune du bassin d'Arcachon.* VII. *Pleurophyllidiens.* (Bull. Stat. Biol. Arcachon, 16e année, 1914, p. 7.)

(7) Mac Farland, *The nudibranch family Dironidae.* (Zool. Jahrb., Suppl. XV, 1 Bd, 1912, p. 524.)

(8) Schacko, *Die Zungenbewaffnung der Gattung* Amphibola. (Jahrb. deutsch. Malac. Gesellsch, Bd V, 1878.)

la région extérieure; mais la séparation des deux régions ne se fait pas suivant la même rangée longitudinale sur tous les individus : sur certains il y a 5 denticules à partir de la dixième rangée, sur d'autres seulement à partir de la vingt et unième ([1]). En outre, ces nombres 4 et 5 ne sont pas constants et la variabilité, dans toutes les dents latérales, va de 4 à 7, de même que pour la dent centrale, le nombre des denticules peut être 4 ou 5; les dents latérales de *C. tenuis* portent de 4 à 8 denticules ([2]).

Dans les divers *Limnaea* (*L. ovata, L. auricularia*, etc.), la radula est un organe « variant trop chez la même espèce » pour fournir « des caractères différentiels plus nets que ceux offerts par la coquille »; chez *L.* « *ovata* » *(peregra)*, la dent centrale peut porter 2 ou 3 cuspides ([3]); *L. stagnalis* possède une radule « extrêmement variable », avec dent centrale à 1 ou 2 cuspides et première latérale bi-, tri- ou pluricuspidée et des anomalies diverses ([4]), anomalies qui affectent de 20 à 30 °/o des individus ([5]); chez *L. palustris*, les dents marginales montrent un nombre variable de cuspides ([6]); et en général les variations individuelles sont trop considérables pour qu'une détermination d'après la radule ait chance d'être exacte ([7]). Dans *L. megasoma*, les dents latérales ont occasionnellement un quatrième denticule supplémentaire; et les premières marginales ont 3, 4 ou même 5 denticules ([8]).

([1]) Plate, *Mittheilungen über zoologische Studien an der Chilenischen Küste.* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, Bd LII, 1894, p. 1270.)

([2]) Haeckel, *Beiträge zur Anatomie der Gattung* Chilina. (Zool. Jahrb., Suppl. XIII, Bd IV, 1911, pp. 107 et 108.)

([3]) Roszkowski, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (Rev. suisse Zool., t. XXII, 1914, p. 468.)

([4]) *Ibid.*, p. 470, pl. XVI, fig. 182[1].

([5]) *Ibid.*, p. 471.

([6]) *Ibid.*, p. 472.

([7]) *Ibid.*, p. 473.

([8]) Whitfield, *Description of* Lymnaea (Bulimnaea) megasoma *Say, with account of changes produced in the offspring by unfavorable conditions of life.* (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New-York, vol. I, 1882, p. 31.)

Chez *Hyalinia glabra*, le nombre des rangées successives et celui des dents marginales varie suivant les diverses localités (il est plus grand à Finchley et Bettws qu'à Anglesey et Northampton (1). Chez *H. helvetica*, l'amplitude des variations du nombre des rangées radulaires et du nombre de dents par rangée est du même ordre que pour les variations des dimensions linéaires de la coquille ; il y a surtout variation de la configuration de la troisième dent latérale (2) ; et suivant les localités aussi il y a des particularités caractéristiques dans chaque cas ; la troisième dent latérale peut offrir des cônes bifides (3). Dans *H. lucida*, il a été observé, parmi les dents latérales, une déformation se reproduisant dans toute une rangée transversale (4). De même dans *Leptaxis undata*, une variation consistant dans le nombre différent de denticules d'une dent s'est reproduite dans les rangées transversales successives sur toute la longueur de la radula (5). Chez *Pupa ringens*, les dents radulaires peuvent porter 2 ou 3 denticules (6). Dans *Helix desertorum* également, on a constaté plusieurs soudures de dents deux à deux sur toute la longueur de la radule (7). De telles particularités montrent que la variation porte d'une façon permanente sur l'organe formateur de la radule.

Eulota sphinctostoma présente un nombre de dents par rangée

---

(1) Moss and Boycott, *Observations on the Radulae of* Hyalinia draparnaldi, cellaria, alliaria *and* glabra. (Journ. of Conch., vol. XII, 1908, p. 159.)

(2) Boycott, *The radula of* Hyalinia. II. *Variation in the radula of* Hyalinia helvetica. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1914, p. 236.)

(3) Boycott, *The radular characteristics of* Hyalinia helvetica *from different localities*. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1915, pp. 301 et 303.)

(4) Cooper, *Anormal radula of* Vitrea lucida. (Journ. of Conch., vol. XIII, 1912, p. 76.)

(5) Binney, *On the jaw and lingual dentition of certain terrestrial Mollusks.* (Bull. Mus. Compar. Zool., vol. V, 1879, p. 537.)

(6) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France,* t. II, p. 363.

(7) Jickeli, *Abnorme gebildete Zungenzähne.* (Nachrichtsbl. deutsch. Malkozool. Gesellsch., 1873, p. 68.)

transversale différant entre individus adultes de localités différentes (1).

Dans le genre *Acavus,* la variation individuelle du nombre des dents d'une rangée transversale est commune à toutes les espèces (2).

Le genre *Limax* a été signalé depuis longtemps comme présentant des variations ou anomalies des dents radulaires (3) : ainsi, chez *L. cinereus* varie le nombre des denticules des dents latérales, et chez *L. marginatus* varient le nombre des dents latérales et longitudinales, ainsi que les denticules des dents centrale et latérales (4).

Dans un individu de *Urocyclus kirki,* la dix-huitième dent latérale gauche sur toute la rangée longitudinale avait le denticule extérieur beaucoup plus développé que les dents voisines (5).

Ancitella berghi peut avoir 4 à 6 denticules à la dent médiane, et *Janella schauinslandi,* 5 ou 6 à la première latérale et de 6 à 8 aux autres dents latérales (6). Chez *Aneitea sp.,* dents médiane et latérales peuvent avoir 3 ou 4 denticules (7).

---

(1) JACOBI, *Japanische beschalte Pulmonaten.* (JOURN. COLL. OF SCI. UNIV. TOKYO, vol. XII, part. I, 1898, p. 34.)

(2) RANDLES, *The Anatomy of the genus* Acavus. (PROC. MALAC. SOC. LONDON, vol. IV, 1900, p. 106.)

(3) HEYNEMANN, *Einige Bemerkungen über Schneckenzungen, mit besonderer Beachtung der Gattung* Limax. (MALAKOZ. BLAETTER, Bd X, 1862, p. 208, pl. III fig. 9, 10 et 11.)

(4) ESMARK, *Bidrag til Kundskaben om Udbredelsen af Norges Land og Ferskvand Molluskar.* (NYT MAGAS. F. NATURVID., vol. XXVII, 1882, respectivement pp. 93, 95 et 96.)

(5) POIRIER, *Observations anatomiques sur le genre* Urocyclus. (BULL. SOC. MALACOL. FRANCE, t. IV, 1887, p. 205.)

(6) PLATE, *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden.* (ZOOL. JAHRB. [ANAT. UND ONTOG.], Bd XI, 1898, respectivement pp. 241 et 242.)

(7) GLAMANN, *Anatomisch-systematische Beiträge zur Kenntniss der Tracheopulmonaten.* (ZOOL. JAHRB. [ANAT. UND ONTOG.], Bd XVII, 1903, pp. 737 et 738.)

h) GLANDES SALIVAIRES. — Leur forme peut varier d'un individu à l'autre ou même d'un côté à l'autre chez le même individu : par exemple dans *Ancylus lacustris* où elles sont parfois doublées sur une partie de leur longueur, confondues ou non dans leur partie postérieure, quelquefois différentes de volume ([1]). La même chose s'observe pour les glandes salivaires annexes de *Murex trunculus,* où elles peuvent être ovoïdes ou allongées et également différer extérieurement de l'un à l'autre côté sur le même spécimen ([2]).

Le canal central des glandes salivaires de *Atlanta peroni* présente dans l'intérieur de la partie sécrétante de nombreuses petites cavités variant de 8 à 15 ([3]).

Les glandes salivaires de *Bulla (Haminea) hydatis* se terminent postérieurement par un élargissement de forme variable, parfois bifurqué, et se soudant souvent sur une certaine longueur à l'organe symétrique ([4]).

Chez *Spurilla neapolitana,* certains individus ont le conduit salivaire court et la glande immédiatement élargie au delà du système nerveux; d'autres ont la glande en forme de tube extraordinairement fin jusqu'à l'estomac, où commence seulement l'élargissement ([5]).

i) ŒSOPHAGE. — Il est pourvu chez *Nassa reticulata* de multiples plis longitudinaux, variables, dont les deux latéraux

---

([1]) ANDRÉ, *Contribution à l'anatomie et à la physiologie des* Ancylus lacustris *et* fluviatilis (REV. SUISSE ZOOL., t. I, 1893, p. 442.)

([2]) BOUVIER, *Observations anatomiques et systématiques sur quelques familles de Mollusques Prosobranches Sténoglosses.* (BULL. SOC. MALACOL. FRANCE, 1888, p. 254.)

([3]) GEGENBAUR, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden.* Leipzig, 1855, p. 114.

([4]) CUVIER, *Mémoire sur les Acères ou Gastéropodes sans tentacules apparents.* (ANN. MUS. PARIS, t. XVI, 1811, pl. II, fig. 14.) — VAYSSIÈRE, *Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés.* (LOC. CIT., p. 87.)

([5]) BRYGIDER, *Ueber die mikroskopische Bau der Speicheldrüsen bei der Nudibranchier.* (ZEITSCHRIFT F. WISS. ZOOL., Bd CX, 1914, p. 385.)

sont les plus constants ([1]). La face inférieure de l'œsophage présente 4 ou 5 boursouflures chez *Cassidaria tyrrhena* et de 10 à 12 chez *C. echinophora* ([2]).

j) ESTOMAC ET PLAQUES STOMACALES. — Dans un individu de *Nanina nemorensis,* l'estomac était de forme anormale : élargi en arrière (au lieu de l'être en avant) ([3]).

L'estomac de *Doris tuberculata* a sa paroi intérieure plus ou moins lamelleuse; cette lamellation varie beaucoup dans les divers individus; parfois la paroi est même entièrement lisse ([4]).

Melongena melongena possède un nombre variable de plaques stomacales ([5]). Mais ce sont surtout les Opisthobranches qui montrent une grande variabilité à ce point de vue : chez *Scaphander lignarius,* la plus petite des trois plaques stomacales est parfois divisée transversalement en deux parties distinctes ([6]).

Le nombre des plaques stomacales de *Acera bullata* varie de 12 à 16 et même davantage ([7]).

Aplysia punctata montre une variété de forme et de nombre des dents stomacales ([8]). Chez *A. scripta,* il y a de 12 à 14 grandes dents ([9]). Chez *Dolabella rumphi,* les pièces

---

([1]) OSWALD, *Der Rüsselapparat der Prosobranchier.* (JEN. ZEITSCHR., Bd XXVII, 1894, p. 136.)

([2]) AMAUDRUT, *La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 8e série, t. VII, 1898, p. 225.)

([3]) WIEGMANN, *Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen-Archipels* (in WEBER'S ZOOL. ERGEBN. REISE NIEDERL. OST-IND., Bd III, 1893, p. 126, pl. X, fig. 5).

([4]) ELIOT, Part VIII (Supplem.) de ALDER and HANCOCK, *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca,* 1910, p. 39.

([5]) VAN STONE, *Some Points in the Anatomy of* Melongena melongena. (JOURN. LINN. SOC. LONDON [ZOOL.], vol. XXIV, 1893, p. 370, pl. XXVIII, fig. 3 et 4.)

([6]) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille.* (LOC. CIT., 1885, p. 28.)

([7]) SARS, *Mollusca regionis arcticae Norvegiae,* p. 281 : 12 à 14; 16 ou plus, sur des spécimens de Naples, que j'ai examinés.

([8]) MAZZARELLI, *Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli.* (MEM. SOC. ITAL. D. SCI., 3e série, 1893, t. IX, p. 76.)

([9]) BERGH, *Die Opisthobranchiata der Siboga-Expedition.* (LOC. CIT., p. 5.)

du gésier sont formées de 3 et le plus souvent de 4 ou 5 dents soudées ensemble (1). De même, *Aclesia freeri* possède de grandes plaques stomacales en nombre variable (environ 10) et de petites plaques antérieures dont le nombre oscille de 9 à 11 (2).

Cymbuliopsis calceola présente, outre 5 plaques stomacales régulières, d'autres plaques inconstantes dans leur forme et leur position (3).

Le nombre des dents stomacales de *Marionia blainvilleana* varie de 40 à 77 (4); chez *Scyllaea pelagica*, au moins de 12 à 17 (5); chez *Melibe papillosa*, de 19 à 27 (6); chez *Bornella digitata*, il y a 14 ou 15 rangées d'épines stomacales (7).

Une glande indéterminée se trouve chez *Neritina fluviatilis*, sous l'estomac, près du tube digestif qu'elle entoure partiellement ; chez certains individus, elle n'existe que près du cardia; dans d'autres, elle est même invisible (8).

---

(1) Amaudrut, *Sur le système nerveux de la* Dolabella Rumphii. (Bull. Soc. Philomath. Paris, séance du 13 février 1886, p. 7 du tiré à part.)

(2) Griffin, *Anatomy of* Aclesia freeri *New Species*. (Philippine Journ. of Sci. (Section *D*), vol. VII, 1912, p. 76.)

(3) Peck, *On the Anatomy and Histology of* Cymbuliopsis calceola. (Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ., vol. IV, 1890, p. 7.)

(4) Vayssière, *Description du* Marionia Berghii. (Journ. de Conch., 3e série, t. XIX, 1879, p. 114 : 40 dents.) — 54 dents sur un individu que j'ai examiné. — 44, 74 et 77 sur divers spécimens disséqués par Bergh (*Beitrag zur einer Monographie der Gattung* Marionia *Vayss.* [Mitth. Zool. Stat. Neapel, Bd IV, 1883, p. 325]) : il y en a de 44 à 77 chez *M. quadrilatera*. (Bergh, *loc. cit.*, p. 314.)

(5) Cuvier, *Mémoire sur la Scyllée, l'Éolide et le Glaucus*. (Ann. Mus. Paris, t. VI, 1805, p. 426 : 12 dents.) — 14 dents : Bergh, *Report on the Nudibranchs*. (Zool. Chall. Exped., vol. X, p. 33.) — 16 dents : spécimen que j'ai examiné. — 17 dents : Alder and Hancock, *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca*. (Loc. cit., fasc. 2, pl. V, fig. 5*b*.)

(6) Bergh, *Beitrag zur Kenntniss der Gattung* Melibe. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd XLI, 1885.)

(7) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranches de la mer Rouge et du golfe d'Aden*. (Ann. Faculté Sci. Marseille, t. XX [supplément], 1912, p. 96.)

(8) Claparède, *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der* Neritina fluviatilis. (Arch. f. Anat. und Physiol., 1857, p. 172.) — Les auteurs subséquents n'ont plus étudié ni signalé cet appareil !

k) Conduits et orifices hépatiques. — Le lobe droit du foie de *Haliotis tuberculata* possède 6 ou 7 orifices dans l'estomac [1].

Cypraea testudinaria a montré, sur un spécimen, un second canal hépatique très grêle qui n'existe pas chez les autres [2].

Le nombre des orifices hépatiques de *Gastropteron meckeli* varie de 4 à 7 [3].

Les multiples orifices hépatiques des diverses espèces d'Aplysiens sont, dans chacune d'elles, en nombre inconstant. De même, chez *Lobiger philippi* (ou *L. serradifalci*), leur nombre varie de 8 à 10 [4], et chez *Lophocercus sieboldi*, il est de 2 ou 3 [5].

Cymbulia peroni montre de 3 à 6 conduits hepatiques [6].

Parmi les Nudibranches, on trouve encore des exemples de variations dans le foie ou ses ramifications : chez *Eolis papillosa*, les branches du foie ramifié sont rarement identiques dans deux individus et ne sont pas toujours symétriques [7] : chez *Dendronotus arborescens*, les individus observés aux environs

---

(1) Wegmann, *Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides*. (Arch. Zool. expér., 2e série, t. II, 1884, p. 311.)

(2) Haller, *Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die königl. italienische Korvette « Vettor Pisani »*. (Morphol. Jahrb., Bd XVI, 1889, p. 284.)

(3) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés*. Loc. cit., p. 28 : 10 orifices au moins.) — Bergh, *Die Gattung Gastropteron*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd VII, 1893, p. 298 : 4 à 7 orifices.)

(4) Mazzarelli, *Ricerche sulla Morfologia delle Oxynoeidae*. (Mem. Soc. ital. d. Sci., 3e série, t. IX, 1892, p. 9.)

(5) Souleyet, *Observations sur les genres* Lophocercus *et* Lobiger. (Journ. de Conch., t. I, 1850, p. 230.)

(6) Gegenbaur, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*. Leipzig, 1855, p. 48.

(7) Hancock and Embleton, *On the Anatomy of* Eolis, *a genus of Mollusks of the Order Nudibranchiata*. (Ann. Mag. Nat. Hist., 1re série, vol. XV, 1845 p. 78.

de Liverpool — contrairement à ceux qui ont été examinés ailleurs — n'ont pas montré de cæcums hépatiques dans les appendices dorsaux (1).

l) Cæcum intestinal. — Le cæcum spiralé de *Haliotis tuberculata* présente de petites différences d'un individu à un autre, comme on peut s'en rendre compte d'après les figures de différents auteurs (2).

m) Intestin et annexes. — Le parcours du canal intestinal est parfois inconstant dans une même espèce, comme dans certains Amphineures et Céphalopodes; ainsi chez *Crepidula adolphei*, dans bien des individus, l'anse qui joint la deuxième et la troisième portion de l'intestin, passe tout à fait en dehors et à droite du rein, tandis que dans d'autres elle passe au-dessus du coin droit de cet organe (3).

L'exemplaire de *Arion simrothi* à manteau en bosse saillante (fig. 11) était pourvu d'un intestin tout à fait irrégulier, faisant suite à un long estomac en forme d'S; cet intestin faisait toute une série de circonvolutions différentes de la disposition normale (4).

Dans un *Eolis coronata*, le tube digestif était divisé en trois tronçons séparés : l'intestin, le foie et l'œsophage, et ce dernier s'ouvrait librement au dehors par une sorte d'anus secondaire

---

(1) Herdman, *On the structure and Functions of the Cerata or Dorsal Papillae in some Nudibranchiate Mollusca*. (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XXXI, 1881, p. 47, pl. VIII, fig. 17.) — S'agirait-il d'une race particulière?

(2) Wegmann, *Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides*. (Loc. cit., pl. XV, fig. 2.) — Fleure. *Zur Anatomie und Phylogenie von* Haliotis. (Jen. Zeitschr., Bd XXXIX, 1904, pl. XI, fig. 11.)

(3) Plate, *Mittheilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste*. (Sitzungsber. Akad. wiss. Berlin, Bd XL, 1894, p. 1073.)

(4) Simroth, *Ueber zwei seltene Missbildungen an Nacktschnecken*. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXXXII, 1905, pl. XXIX, fig. 15.)

accessoire contractile. Cette disposition était due à la présence d'un Copépode parasite, du genre *Splanchnotropus*, qui avait envahi notamment toute la place occupée normalement par l'estomac [1].

Le cæcum intestinal de certains (*Limax Lehmannia*, etc.) est sujet à variation dans une même espèce : par exemple, chez *Limax flavus*, il est de longueur variable suivant les divers individus [2] : chez *Arion empiricorum*, il y en a de position variable : il sort de l'intestin environ entre la première et la deuxième circonvolution, mais aussi plusieurs fois entre la deuxième et la troisième [3].

n) Mésentères viscéraux. — Le parcours de ces mésentères présente des variations individuelles dans divers Gastropodes, par exemple chez certains *Helix* et *Limax* [4].

C. **Scaphopodes.** — Les lobes tentaculiformes buccaux sont en nombre variable chez *Dentalium tarentinum* : de 8 à 10 [5].

La poche « stomacale » est d'aspect inconstant, parfois cordiforme, chez *D. tarentinum* [6] : chacun des organes

---

[1] Pelseneer, *Recherches sur divers Opisthobranches*. (Loc. cit., pl. XV, fig. 128.)

[2] Babor, *Dopinky k znamostem O Ceskych Slimacich*. (Vestn. Kral. Ceské Spolecnosti. Nauk, 1894, p. 21 [Prague].)

[3] Schapiro, *Ueber Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zum Lebensdauer und Variation, mit besonderer Berücksichtigung einiger Nacktschnecken*. (Biol. Centralbl., Bd XXII, 1902, p. 143.)

[4] Creighton, *Microscopic Researches on Glycogen*. Part II. *Glycogen of Snails n morphological correspondance with the Lymph System of Vertebrata*. London, 1899.

[5] Clark, *A History of the British marine Testaceous Mollusca*. London, 1855, p. 227. — Huit « en général », d'après Lacaze-Duthiers, *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. VI, 1856, p. 239.)

[6] Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 266.

hépatiques y comprend 6, 7 ou 8 lobes ou groupes de culs-de-sac (1).

Dans *Siphonodentalium lofotense*, le nombre des lobules du foie est d'environ 10; dans *S. affine*, de 10 à 12; dans *S. subfusiforme*, de 6 à 10 (2).

D. **Lamellibranches**. — La glande prébuccale « de Poli », située au dos de l'ouverture buccale chez les *Pinna*, est parfois bilobée dans *P. nobilis* (3).

Les palpes labiales ont été trouvées absentes dans un spécimen de *Tellina incarnata* (4).

La cavité œsophagienne des Nuculidae est divisée par deux paires de bourrelets ciliés longitudinaux; dans un individu de *Leda commutata*, les deux bourrelets d'un côté étaient tellement éloignés l'un de l'autre que leurs cils respectifs n'arrivaient pas en contact (5).

Dans plusieurs espèces de divers genres, on trouve des cas individuels où l'estomac est plus étendu d'un côté que de l'autre dans la masse viscérale (6). Chez *Nucula delphinodonta*, il arrive souvent qu'un sillon extérieur, plus ou moins marqué, divise l'estomac en deux portions : ventrale et dorsale (7).

Le nombre des orifices hépatiques est souvent inconstant,

---

(1) Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 271.

(2) Sars, *Malacozoologiske Iagttagelser*. (Vid. Selsk. Forhandl., 1865, respectivement pp. 297, 300 et 304.)

(3) Stenta, *Ueber ein drüsiges Organ der* Pinna. (Arb. Zool. Inst. Wien, Bd XVI, 1906, p. 414.)

(4) Sykes, *Variation in recent Mollusca*. (Proc. Malacol. Soc. London, vol. VI, 1905, p. 257.)

(5) Stempell, *Beiträge zur Kenntniss der Nuculiden*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Suppl. Bd IV, 1898, p. 384.)

(6) Kellog, *A Contribution to our Knowledge of the Morphology of Lamellibranchiate Mollusks*. (Bull. U. States Fish. Comm., 1890, p. 402.)

(7) Drew, *The Life-History of* Nucula delphinodonta. (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XLIV, 1901, p. 352.)

par exemple chez *Mytilus edulis (galloprovincialis)*, où il varie de 11 à 13 ([1]).

Le cæcum stomacal varie de forme, suivant les individus, par exemple chez *Modiolarca (Phaseolicama) magellanica* ([2]).

Dans une même espèce, d'un individu à l'autre (Unionidae), on a observé des variations du stylet cristallin; mais ces variations paraissent dues à des états successifs du fonctionnement physiologique.

Quant aux rapports de l'intestin avec le cœur, un individu de *Modiola watsoni* avait — contrairement à la disposition normale — le ventricule tout à fait dorsal au rectum ([3]).

Pour ce qui concerne la terminaison postérieure du tube digestif, dans un *Anodonta cygnaea*, l'intestin était terminé immédiatement en arrière du péricarde, sans atteindre jusqu'à l'adducteur postérieur ([4]); et chez un *A. cellensis*, l'anus se trouvait en avant de l'adducteur postérieur au lieu d'être en arrière de celui-ci ([5]).

E. **Céphalopodes.** — *a*) Radula. — On remarque chez eux une tendance générale des dents correspondantes de chaque rangée (et spécialement de la médiane) à varier légèrement d'une façon cyclique après cinq ou six rangs ([6]). La dent centrale des Octopodes varie surtout par le nombre de ses denticules et elle montre même assez fréquemment une asymétrie marquée dans

---

([1]) List, *Die Mytiliden*. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monogr. XXVII, 1902, p. 263.)

([2]) Igel, *Ueber die Anatomie von* Phaseolicama magellanica *Rousseau*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XXVI, 1908, p. 11.)

([3]) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga*, partie anatomique. (Loc. cit., 1911, p. 17.)

([4]) Schaeuble, *Eine Abnormität am Darmkanal von* Anodonta cygnea. (Jahresh. Ver. Vaterl. Nat. Württemberg, Jahrg. LXIX, 1913, p. 204.)

([5]) Splittstoesser, *Abnormitäten der Organisation von* Anodonta cellensis. (Zool. Anz., Bd XXXIX, 1912, pp. 413 et 419.)

([6]) Hoyle, *Report on the Cephalopoda*. (Zool. Challenger Expedit., part XLIV, 1886, p. 54.)

la radule du même individu, par exemple dans *Octopus tehuelchus*, *O. horsti*, *O. pusillus*, *O. schultzi* ([1]), ainsi que dans *Eledone cirrosa* ([2]) et *E. nigra* ([3]).

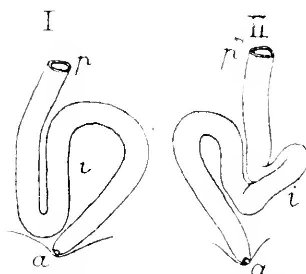


FIG. 110. — *Opisthoteuthis depressa*, intestin de deux individus différents. *a*, anus; *i*, intestin; *p*, pylore. — D'après Meyer.

b) INTESTIN. — Le nombre et l'allure des anses en varient suivant les individus, par exemple chez *Opisthoteuthis depressa* ([4]) (fig. 110).

7. — SYSTÈME CIRCULATOIRE.

A. **Amphineures.** — *a*) CŒUR. — Chez *Rhopalomenia indica*, parmi les Aplacophores, le cœur n'est pas toujours attaché à la paroi dorsale du péricarde ([5]).

([1]) Respectivement : HOYLE, *The Cephalopoda of the Scottish national antarctic Expedition*. (TRANS. ROY. SOC. EDINBURGH, vol. XLVIII, part II, 1912, p. 279, fig. 5.) — HOYLE, *The Marine Fauna of Zanzibar and East Africa. The Cephalopoda*. PROC. ZOOL. SOC. LONDON, 1907, p. 452, fig. 129.) — HOYLE, *Report on the Cephalopoda (Albatross)*. (BULL. MUS. COMP. ZOOL., vol. XLIII, 1904, pl. VI, fig. 4.) — HOYLE, *Mollusca : Cephalopoda* (in SCHULTZE, ZOOL. UND ANTHR. ERGEBN. FORSCHUNGSREISE IN W. UND Z. SÜDAFRIKA), 1910, p. 261, fig. 1.

([2]) GRAVELY, *Notes on the Spawning of Eledone and on the Occurrence of Eledone with the Suckers in Double Rows*. (MEM. LITT. SOC. MANCHESTER, vol. LIII, 1909, pl. I, fig. 5.)

([3]) HOYLE, *loc. cit.* (SCHULTZE'S SÜDAFRIKA), p. 263, fig. 2.

([4]) MEYER, *Die Anatomie von* Opisthoteuthis depressa *(Ijima und Ikeda)*. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXXXV, 1906, p. 208.)

([5]) NIERSTRASZ, *Das Herz der Solenogastren*. (VERH. K. AKAD. WETENSCH. AMSTERDAM (2e sect.), Deel X, no 2, 1903, pp. 17 et 18.)

Asymétrie de position dans les communications auriculo-ventriculaires des Polyplacophores : cette variation a été rencontrée assez souvent, par exemple dans *Acanthopleura granulata*, où une fois la deuxième communication de droite était beaucoup plus en avant que la gauche (1), et la même variation a été observée une fois dans *Chiton magnificus* (2), tandis que d'autres anomalies analogues ont été constatées dans *Tonicia lineolata*, *Chiton cumingsi*, *C. granosus*, *C. barnesi*, *Callochiton puniceus* et *Cryptochiton oculatus* (3).

Variation du nombre des communications auriculo-ventriculaires des Polyplacophora : normalement paires et symétriques, elles perdent parfois leur symétrie, non seulement dans leur position (voir ci-dessus), mais aussi dans leur nombre ; elles sont alors impaires, avec une communication en plus ou en moins que normalement à l'une ou l'autre des paires postérieures, ou bien demeurer paires, avec une communication en plus ou en moins de chaque côté : exemple : *Chiton goodali* peut présenter, suivant les individus, 4, 5, 6, 7 ou 8 orifices (4) ; *Acanthopleura granulata*, chez un spécimen, 3 d'un côté au lieu de 2 (5) ; *Mopalia wossnessenskii*, 2 d'un côté et 3 de l'autre, au lieu d'une seule de chaque côté (6) (fig. 111) : *Boreochiton lineatus*, sur deux individus, 2 paires au lieu d'une seule (7) :

---

(1) Pelseneer. *Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques*. (Mém. cour. Acad. Belg., t. LVII, 1899, pl. VI, fig. 58.)

(2) Plate. *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*. Theil B. (Zool. Jahrb., Suppl. Bd IV, 1899, p. 178.)

(3) Plate, *ibid.*, Theil C. (Loc. cit., Suppl. Bd V, 1901, p. 482.

(4) Haller. *Beiträge zur Kenntniss der Placophoren*. (Morph. Jahrb., Bd XXI, 1894, p. 30.) — Plate, *loc. cit.*, Theil B, p. 68, et Theil C, p. 481. — Nierstrasz. *Remarks on the Chitonidae*. (Tydschr. d. Ned. Dierk. Vereen., 2e série, Deel X, 1906, p. 161, pl. III, fig. 29.)

(5) Pelseneer. *Recherches morphologiques sur les Mollusques archaïques*. (Loc. cit., p. 16.)

(6) *Ibid.*, p. 16, pl. VI, fig. 54.

(7) *Ibid.*, p. 16, note 6.

Tonicella marmorea, deux exemplaires avec une communication supplémentaire postérieure d'un côté (1); *Cryptoplax (Chitonellus) larvaeformis*, avec 3 communications au lieu de 2 (2); une seule à gauche, où la postérieure manquait, dans un *Plaxiphora simplex* (3) (fig. 112); un individu de *Ischnochiton pectinatus* n'avait que la paire antérieure de communications,

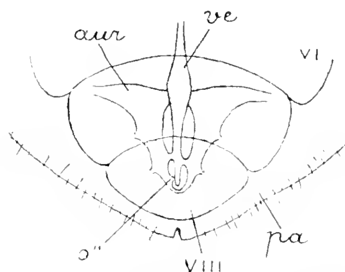


FIG. 111. — *Mopalia wossnessenskii*, cœur vu dorsalement. *aur*, oreillette; *o''*, orifice auriculo-ventriculaire postérieur gauche supplémentaire; *pa*, manteau; *ve*, ventricule; VI, VIII, place des sixième et huitième valves. D'après Pelseneer (1899).

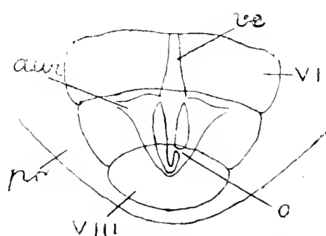


FIG. 112. — *Plaxiphora simplex*, cœur vu dorsalement. *aur*, oreillette; *o'*, orifice auriculo-ventriculaire postérieur droit supplémentaire; VI, VIII, place des sixième et huitième valves. — D'après Pelseneer (1899).

au lieu de 2 paires normales (4); chez un *Chiton subfuscus*, la communication postérieure de droite faisait défaut (5).

Sont aussi variables le nombre et la position des ouvertures du sinus branchial afférant dans les oreillettes; non seulement les orifices dits « inconstants » (par exemple *Acanthopleura echinata*, *Tonicia chilensis*, *Chiton magnificus* (6), mais les

(1) PLATE, *loc. cit.*, Theil C, p. 482.

(2) GARNER, *Malacological Notes*. (ANN. MAG. NAT. HIST., 4e série, vol. XIX, 1877, p. 371.)

(3) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 16, pl. VI, fig. 55.

(4) *Ibid.*, p. 17, note 1.

(5) PLATE, *loc. cit.*, Theil C, p. 482.

(6) Respectivement : PLATE, *loc. cit.*, Theil A, p. 109, pl. VI, fig. 46, et pl. VIII, fig. 75. — IDEM, *ibid.*, Theil A, p. 173. — IDEM, *ibid.*, Theil B, pl. II, fig. 178.

orifices atriaux « constants » : *Lepidopleurus arcticus* (1) (fig. 113), *Chiton chierchiae* (2).

Entre la pointe postérieure du ventricule et le canal postérieur de jonction des oreillettes, il existe chez certains individus une traînée conjonctive d'union, par exemple dans certains spécimens de *Chiton magnificus*, *C. cumingsi*, *C. granosus* (3).

Les appendices saillants à la naissance de l'aorte sont souvent asymétriques et ne sont d'ailleurs constants dans aucune espèce : exemple chez *C. magnificus* et surtout *Tonicella marmorea* (4).

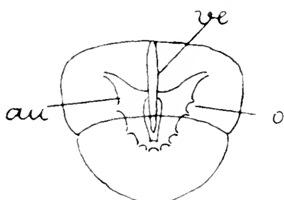


Fig. 113. — *Lepidopleurus arcticus*, cœur vu dorsalement, montrant à droite un orifice du sinus branchial dans l'oreillette, manquant à gauche. *au*. oreillette ; *ve*. ventricule. — D'après Pelseneer (1899).

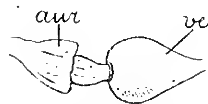


Fig. 114. — *Stenogyra octona*, cœur avec oreillette brusquement rétrécie sur la moitié postérieure de sa longueur. *au*, oreillette ; *ve*, ventricule. — D'après Wiegmann.

b) Artères. — Dans les femelles de *Chiton magnificus*, les artères génitales sont tantôt en un rang, tantôt en deux (5) ; dans la même espèce, les artères dorsales naissant directement du ventricule varient de nombre et de grosseur suivant les exemplaires et sont même parfois asymétriques (6). Dans *Cryptochiton stelleri*, les artères intersegmentaires naissent parfois unies et le plus souvent par paires (7).

(1) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 17, pl. V, fig. 49.
(2) Nierstrasz, *Remarks on the Chitonidae*. (Loc. cit., p. 161, pl. III, fig. 30.)
(3) Plate, *loc. cit.*, Theil C, p. 478.
(4) Plate, *loc. cit.*, respectivement Theil B, pl. III, fig. 178, et Theil B, pl. VIII, fig. 245.
(5) Plate, *loc. cit.*, Theil C, p. 485.
(6) Plate, *loc. cit.*, Theil B, p. 46, pl. III, fig. 178.
(7) Heath, *The excretory and circulatory Systems of* Cryptochiton stelleri *Midd.* (Biol. Bull., vol. IX, 1905, p. 218.)

B. **Gastropodes.** — *a*) Cœur. — Un *Firoloides kowalevskyi* a été trouvé dont le cœur était dépourvu d'oreillette ([1]).

Dans un *Stenogyra octona*, l'oreillette était brusquement rétrécie sur la moitié de sa longueur, vers le ventricule ([2]) (fig. 114).

Chez plusieurs Gastropodes, on a observé un anévrisme du ventricule; par exemple, chez *Cypraea testudinaria* ([3]), chez une espèce de *Voluta* ([4]), puis dans *Pleurophyllidia pustulosa* ([5]) et *Glaucus atlanticus* ([6]).

b) Artères. — Le rein gauche de *Haliotis tuberculata* peut recevoir un ou deux vaisseaux afférants, ou bien pas du tout ([7]). Dans *Littorina littorea*, le vaisseau principal du rein peut offrir comme variation individuelle un développement exagéré de la couche musculaire ([8]). Les vaisseaux irriguant le rein et partant du sinus abdominal antérieur chez *Buccinum undatum* sont en nombre variable : une dizaine environ ([9]).

Aplysia depilans montre des variations individuelles dans les ramifications de l'artère gastrique sur les parois de l'œsophage ([10]).

Dans *Aclesia freeri*, un spécimen avait de chaque côté, à la

---

([1]) Tesch, *Die Heteropoden der Siboga-Expedition*, p. 94.

([2]) Wiegmann. *Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels* (in Weber's Zool. Ergebn. Reise Niederl. Ost-Indie, Bd III, 1893, p. 214, pl. XV, fig. 26).

([3]) Haller, *Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die königl. italienische Korvette « Vettor Pisani »*. (Morph. Jahrb., Bd XVI, 1889, p. 291, pl. X, fig. 24 [cet anévrisme est décrit comme une « oreillette droite »!].)

([4]) Bergh, *Malacologische Untersuchungen* (in Semper's Reisen im Archipel der Philippinen, 6e Theil, X liefer., 1908).

([5] et [6]) Bergh, *Bidrag til en Monographi af Pleurophyllidierne*. (Naturhist. Tidsskr. Copenhague, 3e série, t. I, 1866, p. 329, pl. VIII, fig. 9.)

([7]) Perrier, *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 7e série, t. VIII, 1889, p. 108.)

([8]) *Ibid.*, p. 188.

([9]) *Ibid.*, p. 252.

([10]) Mazzarelli, *Monographia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli*. (Mem. Soc. ital. d. Sci., 3e série, t. IX, 1893, p. 93.)

base de l'artère pharyngienne, un gros tronc irriguant le système nerveux central, au lieu d'un petit tronc à droite (disposition normale) (1).

Chez *Pleurobranchus aurantiacus*, les branches collatérales de l'artère pédieuse droite ont des ramuscules variables par leur grandeur et leur parcours, suivant les individus (2); l'artériole de la glande « sanguine » y sort soit de l'angle de bifurcation des deux aortes, soit du tronc de l'aorte postérieure (3).

Les artères intestinales et salivaires de *Umbrella mediterranea* sont variables dans leur distribution et dans leur nombre; l'aorte gastrique y naît souvent de l'aorte postérieure, près de l'origine de celle-ci, ce qui donne à l'aorte principale un aspect trifurqué; les artères de la partie postérieure droite du manteau y sont aussi en nombre variable (4).

Dans *Eolis papillosa*, l'aorte antérieure donne 3 ou 4 petites artères à l'estomac; une autre branche fournit 2 ou 3 rameaux au pénis; l'aorte postérieure donne 4 ou 5 branches au rectum, et l'artère pédieuse, 7 ou 8 rameaux aux téguments du pied (5).

Chez *Helix pomatia* et *Zonites algirus*, il n'est pas rare qu'il y ait une deuxième artère utérine (6); les artères sortant de l'aorte après l'artère utérine ont une origine très inconstante : dans *Helix pomatia*, parfois les trois premières sortent par un tronc commun (7); l'aorte postérieure de *H. pomatia* donne 2 ou 3 forts rameaux à la surface des lobes du foie (8).

---

(1) GRIFFIN, *The Anatomy of* Nelesia freeri. (PHILIPPINE JOURN. OF SCI. [section *D*], vol. VII, 1912, p. 80.)

(2) LACAZE-DUTHIERS, *Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orange*. (ANN. DES SCI. NAT. [ZOOL.], 4e série, t. XI, 1859, p. 237.)

(3) *Ibid.*, p. 243.

(4) MOQUIN-TANDON, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée*. (ANN. DES SCI. NAT. [ZOOL.], 5e série, t. XIV, 1870, respectivement pp. 56, 62 et 64.)

(5) HANCOCK and EMBLETON, *On the Anatomy of* Eolis. (ANN. MAG. NAT. HIST., 1re série, vol. XV, p. 100.)

(6) NALEPA, *Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren*. (SITZUNGSBER. K. AKAD. WISS., Bd LXXXVII, I Abth., 1883, p. 259.)

(7) *Ibid.*, p. 259.

(8) *Ibid.*, p. 262.

Les vaisseaux sanguins passant entre les lamelles du rein chez *Limax maximus* s'anastomosent assez souvent [1].

Les deux artères accessoires de la glande génitale de *Testacella haliotidea* ont un développement et une taille très variable : tantôt l'une, tantôt l'autre l'emporte par le volume [2] ; dans la même espèce, il y a encore variabilité dans le mode de distribution de l'artère linguale, notamment des différences individuelles sur le point d'origine des branches collatérales [3].

c) Vaisseaux et sinus veineux. — Le sinus abdominal postérieur de *Valvata piscinalis* reçoit des branches nombreuses dont la grandeur et la disposition n'ont rien de constant [4].

Les lacunes précornéennes de divers Taenioglosses sont variables de forme et d'étendue suivant les individus, par exemple dans *Littorina littorea* et *Lamellaria perspicua* [5].

Dans *Acera bullata*, le canal afférent de la branchie donne des branches en nombre variable suivant les individus [6].

Le nombre d'orifices de la cavité du corps dans le grand sinus veineux de la branchie est inconstant dans *Aplysia depilans*.

Chez *Pleurobranchus aurantiacus*, divers sinus présentent une disposition inconstante [7].

---

(1) Lawson. *On the General Anatomy, Histology, and Physiology of* Limax maximus *(Moquin-Tandon)*. (Quart. Journ. Micr. Sci., N. Ser., vol. III, 1863, p. 24.)

(2) De Lacaze-Duthiers. *Histoire de la Testacelle*. (Arch. Zool. Expér., 2e série, t. V, 1888, p. 533.)

(3) *Ibid.*, p. 525.

(4) Bernard. *Recherches sur* Valvata piscinalis. (Bull. Sci. France et Belgique, t. XXI, 1889, p. 279.)

(5) Pelseneer, *Sur l'œil de quelques Mollusques Gastropodes*. (Ann. Soc. belge Microscop., t. XVI, 1891, p. 72, fig. 5.) — Willem, *Observations sur la vision et les organes visuels de quelques Mollusques Prosobranches et Opisthobranches*. (Arch. Biol., t. XII, 1892, p. 137.)

(6) Perrier et Fischer, *Recherches anatomiques et histologiques sur la cavité palléale et ses dépendances chez les Bulléens*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 9e série, t. XIV, 1911, p. 145.

(7) Lacaze-Duthiers, *Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orange*. (Loc. cit., p. 246.)

Les veines hépatiques de *Umbrella mediterranea* s'ouvrent dans le sinus par 4 à 8 orifices (1).

Les lacunes du corps sont fréquemment en rapport, chez *Corambe testudinea*, avec des vaisseaux se ramifiant dans le notaeum (2).

La lacune péripalléale de *Ancylus fluviatilis* communique avec la cavité veineuse du corps par de nombreuses ouvertures variant de position et de dimension (3).

Dans *Siphonaria pectinata*, le vaisseau branchial afférent traverse tantôt le rein superficiellement, tantôt profondément (4).

Le sinus médian de *Oncidiella celtica* communique avec la cavité générale par un nombre variable d'ouvertures, et avec le sinus pédieux par un orifice de forme variable et irrégulièrement disposé (5) : les vaisseaux partant des sinus latéraux, dans la même espèce, sont en nombre variable suivant les individus (6).

d) VAISSEAUX AFFÉRENTS AU CŒUR. — Dans *Patella vulgata*, les orifices du sinus palléal dans l'oreillette sont en nombre variable, de 10 à 13 (7). Chez *Haliotis tuberculata*, les orifices du sinus du rein dans l'oreillette sont au nombre de 3 à 5 (8).

Dans la plupart des Nudibranches, varie d'individu à individu.

---

(1) MOQUIN-TANDON, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée*. (LOC. CIT., p. 68.)

(2) FISCHER, *Recherches anatomiques sur un Mollusque nudibranche appartenant au genre* Corambe. (BULL. SCI. FRANCE ET BELGIQUE, t. XXIII, 1891, p. 388.)

(3) ANDRÉ, *Contributions a l'anatomie et à la physiologie des* Ancylus lacustris *et* fluviatilis. (REVUE SUISSE DE ZOOL., t. 1, 1893, p. 454.)

(4) KOEHLER, *Beiträge zur Anatomie der Gattung* Siphonaria. (ZOOL. JAHRB. [ANAT. UND ONTOG.], Bd VII, 1893, p. 7.)

(5) JOYEUX-LAFFUYE, *Organisation et développement de l'Oncidie*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 1re série, t. X, 1882, p. 44.)

(6) *Ibid.*, p. 45.

(7) WEGMANN, *Notes sur l'organisation de la* Patella vulgata. (REC. ZOOL. SUISSE t. IV, 1886, pl. XIII, fig. 2 [13 orifices].) — FLEURE, *On the Evolution of Topographical Relations among the Docoglossa*. (TRANS. LINN. SOC. LONDON [ZOOL.], vol. IX, 1904, pl. XVI, fig. 47*b* [10 orifices].)

(8) WEGMANN, *Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 2e série, t. II, 1884, p. 351.)

le nombre de vaisseaux branchiaux afférents à l'oreillette ; ainsi, chez *Eolis papillosa*, il y a de 4 à 6 branches veineuses afférentes s'unissant pour aller à l'oreillette (1); et chez *Elysia viridis*, 2 ou 3 troncs principaux s'ouvrant dans l'oreillette (2).

Pulmonés : chez *Arion hortensis*, 6 ou 7 « veines pulmonaires » convergent à l'oreillette (3); de même, chez *A. empiricorum*, l'oreillette reçoit, outre la « veine pulmonaire » en avant et les vaisseaux efférents rénaux, 5 ou 6 troncs par son côté gauche (4).

Le réseau pulmonaire efférent des Gastropodes stylomatophores est lui-même très variable dans sa configuration chez une même espèce; outre les *Arion* ci-dessus, *Helix pomatia* est un exemple de son aspect inconstant : on y voit généralement 5 ou 6 grands troncs principaux antérieurs, afférents au cœur, mais ces troncs sont diversement ramifiés, unis ou séparés, ainsi qu'en font foi d'ailleurs les figures données par des auteurs différents (5).

c) Sang et glande sanguine. — Dans quelques cas, chez *Helix pomatia*, il a été reconnu que le sang change de couleur par exposition à l'air (6).

La glande phagocytaire des Doridiens est variable de forme; ainsi dans *Doris tuberculata*, elle s'est montrée une fois divisée en deux masses, antérieure et postérieure, chacune bilobée (7) : chez

---

(1) Hancock and Embleton, *On the Anatomy of* Eolis. (Loc. cit., p. 101.)

(2) Souleyet. *Mémoire sur le genre Actéon d'Oken*. (Journ. de Conch., t. I, 1850, p. 16.)

(3) Leidy, *Special Anatomy of the Terrestrial Gasteropoda of the United States* (in Binney : The Terrestrial Air-Breathing Mollusks of the United States, vol. I), p. 236 (41 du tiré à part). Boston, 1851.

(4) Deschamps. *Recherches d'anatomie comparée sur les Gastéropodes pulmonés*. (Ann. Soc. Sci. Bruxelles, t. XXII, 1898, p. 49.)

(5) Par exemple : Milne-Edwards, *Observations et expériences sur la circulation chez les Mollusques*. (Mém. Acad. Sci. Paris, t. XX, 1849, pl. IV et V.) — Nalepa, *Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren*. (Loc. cit., pl. II, fig. 2; etc.)

(6) Krükenberg. *Beiträge zur Kenntniss der Respirationsvorgänge bei wirbellosen Thiere* (in Vergl. phys. Studien, Abth. III), 1880, p. 66. — Cuénot, *Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés*. (Arch. Biol., t. XII, 1892, p. 40, note 1.)

(7) Hecht. *Contribution à l'étude des Nudibranches*. (Mém. Soc. Zool. France, t. VIII, 1896, p. 121.)

Polycerella zoobotryon, elle est de forme et d'extension variables, englobant souvent la portion moyenne élargie de l'oviducte (¹).

C. **Scaphopodes.** — On observe des variétés individuelles nombreuses pour la limite des deux sinus périanal et abdominal, dans *Dentalium tarentinum* (²).

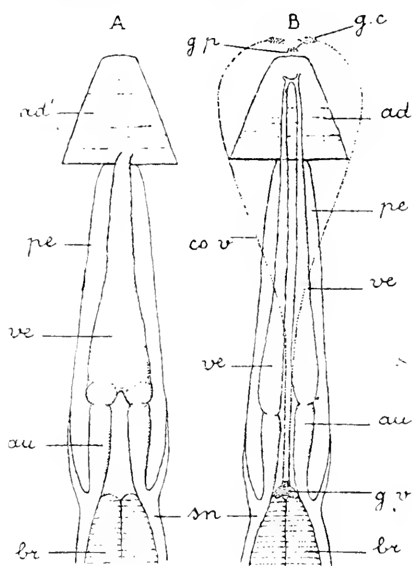


Fig. 115. — *Teredo megatara*, A, cœur normal ; B, cœur avec deux ventricules distincts, vus dorsalement. *ad'*, adducteur ; *au*, oreillette ; *br*, branchie ; *co. v.* commissure viscérale ; *g. c*, ganglion cérébral ; *g. p*, ganglion pédieux ; *g. v*, ganglion viscéral ; *pe*, péricarde ; *sn*, sinus basibranchial. — D'après Pelseneer (1911).

D. **Lamellibranches.** — *a*) Cœur. — Un ventricule bifurqué sur toute sa longueur a été rencontré dans un *Teredo megatara* (³) (fig. 115).

(¹) Smallwood, Polycerella zoobotryon. (Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., vol. XLVII, 1912, p. 618.)

(²) Lacaze-Duthiers, *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4ᵉ série, t. VII, 1857, p. 148.)

(³) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga*, 1911, p. 68, pl. XXIII, fig. 7.

Un ventricule ayant avec les oreillettes trois communications au lieu de deux, a été observé chez un *Philobrya sublaevis* (1) (fig. 116) : les deux oreillettes, communiquant entre elles, présentaient un troisième orifice ventriculaire entre les deux normaux.

Dans un individu de *Placuna placenta*, le ventricule était sans communication avec l'oreillette droite ; celle-ci était direc-

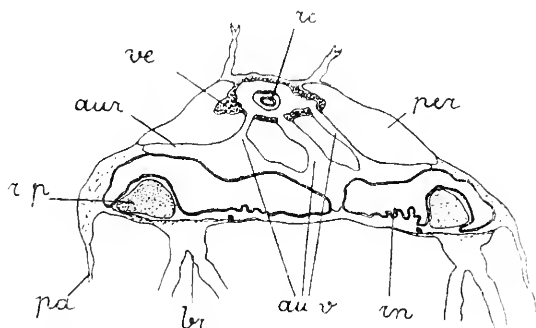


Fig. 116. — *Philobrya sublaevis*, coupe transversale passant par le cœur, montrant trois orifices auriculo-ventriculaires. *au*, oreillette ; *au. v*, les trois orifices auriculo-ventriculaires ; *br*, branchie ; *pa*, manteau ; *pér*, péricarde ; *re*, rectum ; *rn*, rein ; *r. p.*, rétracteur du pied. — D'après Pelseneer (1903).

tement reliée en avant avec le vaisseau efférent de la branchie, en arrière avec le sinus rectal (2).

Le ventricule, accolé dorsalement au rectum chez *Modiola watsoni*, était dans un individu, traversé par lui (3). Un exemplaire de *Pinna nobilis* a été rencontré qui avait le prolongement de droite du ventricule non perforé par le rectum (4).

(1) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches) du voyage du S. Y. Belgica*. 1903, p. 43, pl. VIII, fig. 99.

(2) Hornell, *Report on the Anatomy of* Placuna placenta, *with notes upon its distribution and economical use*. (Report Mar. Zool. Okhamondal. London, part I, 1909, p. 47.)

(3) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga*, p. 17.

(4) Ménégaux, *Recherches sur la circulation chez les Lamellibranches marins*. Besançon, 1890, p. 148.

Le nombre des piliers musculaires longitudinaux du ventricule varie de 3 à 4 chez *Scrobicularia piperata* (1).

Des cas d'anévrisme ou d' « ectasie » du ventricule du cœur

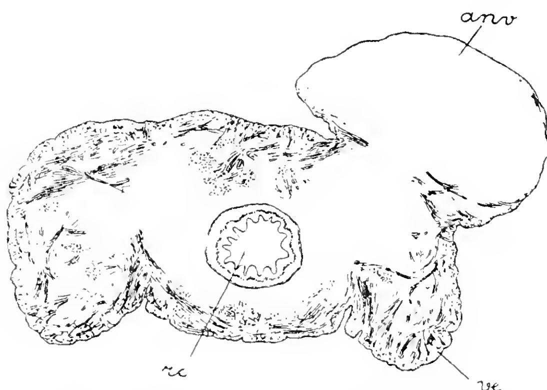


Fig. 117. — *Tellina solidula*, section transversale d'un cœur anormal. *anv*, anévrisme; *rc*, rectum; *ve*, ventricule. — D'après Pelseneer (1911).

ont été observés chez des Lamellibranches comme dans les Gastropodes : *Tellina solidula* (fig. 117), *Venus (Callista) phasianella* (2) (fig. 118).

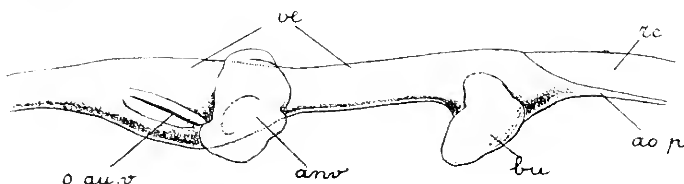


Fig. 118. — *Venus phasianella*, cœur anormal, vu du côté gauche. *anv*, anévrisme; *ao. p*, aorte postérieure; *bu*, bulbe aortique; *o. au. v*, orifice auriculo-ventriculaire; *rc*, rectum; *ve*, ventricule. — D'après Pelseneer.

A l'entrée de l'aorte, chez quelques individus de *Teredo navalis*, existe une valvule globuleuse attachée à l'entrée du ventricule par un filament cylindrique (3).

---

(1) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie)*, 1848, p. 474.

(2) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga*, respectivement p. 61, pl. XVIII, fig. 3; et pl. XIX, fig. 10.

(3) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques*. Loc. cit., p. 64.)

b) Vaisseaux. — L'aorte antérieure est à gauche, rarement à droite, chez *Pectunculus violacescens* [1].

Le cœur fournit, dans *Anomia ephippium*, trois ordres d'artères dont la direction et la présence ne sont nullement constantes : l'artère principale antérieure, l'artère principale postérieure et l'artère de la masse viscérale postérieure ; la troisième branche est loin d'être constante et une disposition assez fréquente est que la masse viscérale est irriguée par deux artères principales au lieu d'une seule [2].

Au lieu de sortir directement de l'aorte, la troisième artère hépatique de *Mytilus edulis* peut naître aussi d'une des artères terminales de l'aorte [3]. L'artère palléale antérieure, chez *Mytilus magellanicus*, a son origine hors de l'aorte antérieure, soit tout en avant, soit vers le milieu [4] ; les petites artères palléales antérieures y naissent parfois de l'artère circumpalléale au lieu de sortir de l'aorte antérieure [5] et l'aorte postérieure y envoie à la paroi du péricarde des branches très variables par leur taille et leur position [6]. Dans *Mytilus latus*, l'artère tentaculaire dorsale (pour la palpe intérieure) dérivait, comme la ventrale, de l'artère ventrale antérieure, chez un individu ; ailleurs elle sortait de l'artère transverse du plancher de la cavité supra-œsophagienne [7].

Chaque branche de l'artère postérieure (musculo-palléale) donne au manteau des rameaux dont le trajet est variable, suivant

---

(1) Ménégaux, *Recherches sur la circulation chez les Lamellibranches marins*, p. 81.

(2) Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur l'organisation de l'Anomie*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. II, 1854, pp. 16 et 17.)

(3) Sabatier, *Études sur la Moule commune* (Mytilus edulis). (Mém. Acad. Montpellier, vol. VIII, 1877, p. 41.)

(4) Purdie, *The Anatomy of the common Mussels* (Mytilus latus, edulis *and* magellanicus). (Stud. in Biol. Colon. Mus and Geol. Surv. Dept. New Zealand, n° 3, p. 17.)

(5) *Ibid.*, p. 17.

(6) *Ibid.*, p. 19.

(7) *Ibid.*, p. 23.

les individus, chez *Avicula tarentina;* chacune donne aussi au muscle adducteur une artère naissant à un niveau différant avec les individus [1].

Une grande variabilité des ramifications des artères, en général, s'observe chez *Pecten maximus* [2]. Chez *Pecten jacobaeus*, les vaisseaux veineux du foie se réunissent en troncs plus ou moins constants [3].

L'aorte antérieure de *Ostrea angulata* est quelquefois divisée non pas en deux mais en trois : une branche antérieure, une au muscle adducteur et une au rectum (ces deux dernières ayant normalement une origine commune) [4]. Dans *O. edulis*, il y a 4 ou 5 grands orifices dans le vaisseau branchial afférent médian par lequel arrive à la branchie le sang des lacunes viscérales [5].

Les variations individuelles par inconstance dans le nombre et la position des petites artères, chez *Pinna (Atrina) rigida*, sont telles qu'elles produisent des confusions [6].

L'aorte antérieure de *Aetheria plumbea* passe tantôt à gauche, tantôt à droite du tube digestif [7].

Le cinquième tronc impair de l'aorte chez *Anodonta (cygnaea?)* naît parfois à gauche, mais généralement à droite [8]. D'autre part, il a été reconnu dans *Anodonta cellensis*, de multiples régions où des variations individuelles s'observent couramment; c'est le cas surtout pour l'aorte postérieure où, dès la première division, se rencontre une telle variabilité qu'il

---

(1) MÉNÉGAUX, *loc. cit.*, p. 34.

(2) DAKIN, *Pecten.* (LIVERPOOL MAR. BIOL. COMM. MEM., vol. XVII, 1909, p. 80.)

(3) LACAZE-DUTHIERS, *Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acéphales Lamellibranches.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 4e série, t. IV, 1855, p. 288.)

(4) MÉNÉGAUX, *loc. cit.*, pp. 108 et 114.

(5) *Ibid.*, p. 116.

(6) GRAVE, *Anatomy and Physiology of the Wing-Shell* Atrina rigida. (BULL. BUREAU FISH. U. S., vol. XXIX, 1909, p. 427.)

(7) ANTHONY, *Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques Acéphales Dimyaires.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 9e série, t. I, 1905, p. 360.)

(8) LANGER, *Ueber das Gefässsystem der Teichmuschel.* (DENKSCHR. K. AKAD. WISS. WIEN [MATH.-NATURW. CL.], Bd VIII, 1855, p. 2.)

est impossible d'établir une règle, tant sont différentes les dispositions constatées ([1]) (fig. 119); l'artère pédieuse y envoie dans les organes génitaux deux ramifications ou davantage ([2]); le bulbe aortique présente un nombre variable d'ouvertures par

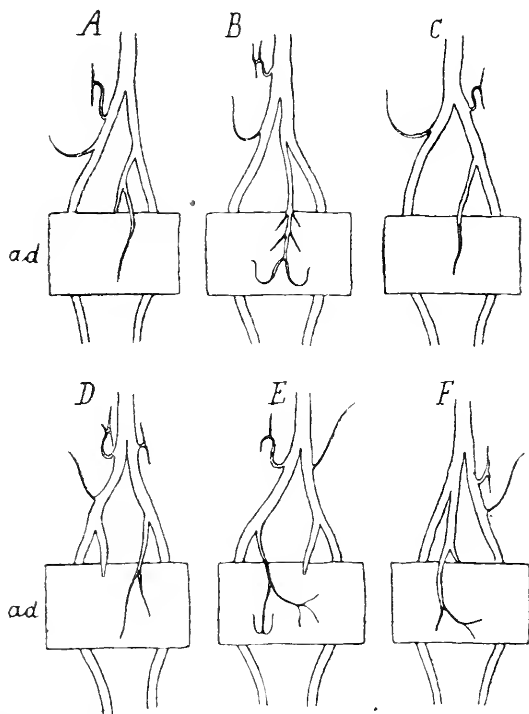


FIG. 119. — *Anodonta cellensis,* A à F, dispositions des ramifications de l'aorte postérieure de six individus différents, vue dorsale. *ad*, adducteur postérieur. — D'après Schwanecke.

lesquelles sont irrigués le tissu conjonctif voisin et la glande de Grobben; puis un gros vaisseau irriguant le rectum naît en avant du bulbe, soit à droite, soit à gauche ([3]).

([1]) SCHWANECKE, *Das Blutgefässsystem von* Anodonta cellensis. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd CVII, 1913, p. 36.)
([2]) *Ibid.,* pp. 23 et 24.
([3]) *Ibid.,* p. 14.

L'artère azygos antérieure de *Tridacna elongata*, contournant l'adducteur, a une origine variable et part le plus ordinairement de l'artère palléale antérieure ([1]).

L'artère viscérale de *Mya arenaria* passe rarement à droite de l'œsophage ([2]) (cas d'inversion comme il s'en observe parfois aussi dans des *Pectunculus*, *Aetheria*, *Chama*, etc.).

Les vaisseaux rénaux afférents allant à la branchie dans *Lutraria solenoides* sont nombreux, mais présentent de fréquentes et grandes variations dans leur forme et leur nombre, la position seule en étant constante ([3]).

Un certain nombre de variations individuelles ont été observées chez *Scrobicularia piperata* dans les branches artérielles; le nombre des branches superficielles de l'aorte est variable : à droite elle fournit ordinairement 2 branches hépatiques superficielles, à gauche le nombre en est également variable, mais ordinairement 3 ([4]); les petites branches artérielles provenant de l'artère stomacale sont variables suivant les individus ([5]); entre deux cloisons branchiales successives, il y a 3 ou 4 vaisseaux ([6]).

L'aorte postérieure de *Teredo navalis* donne 2 artères palléales latérales qui, après flexion antérieure, fournissent 3 ou 4 rameaux de grandeur variable ([7]); dans un individu, le tronc postérieur de l'aorte, au lieu de suivre la face supérieure de l'intestin, se loge (au delà du ganglion viscéral) entre l'intestin et le nerf palléal droit (donc asymétriquement) ([8]).

---

(1) Vaillant, *Recherches sur la famille des Tridacnidés.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 5e série, t. IV, p. 152.)

(2) Vlès, *Monographie sommaire de la Mye* (Mya arenaria *Linné*, 1767). (Mém. Soc. Zool. France, XXIIe année, 1909, p. 111.)

(3) Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acéphales Lamellibranches.* (Loc. cit., p. 285.)

(4) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques.* (Loc. cit., pp. 479 et 480.)

(5) *Ibid.*, p. 484.

(6) *Ibid.*, p. 491.

(7) Ménégaux, *loc. cit.*, p. 189.

(8) *Ibid.*, p. 189.

E. **Céphalopodes.** — Les orifices de la veine cave dans le sinus viscéral de *Nautilus pompilius* sont en nombre variable, oscillant par exemple entre 15 et 22 ([1]). L'artère siphonale y est généralement à droite, parfois à gauche, exceptionnellement médiane ([2]), et la même chose s'observe dans *N. macromphalus* ([3]). Il y a une très grande variabilité, suivant les individus, dans la position, le nombre et l'origine des artères antérieures proventriculaires ([4]). Enfin l'origine de l'artère buccale de *N. pompilius* peut être latérale ou médiane ([5]).

Chez *Loligo pealei*, les petites veines qui vont du cœur au sinus néphridial sont au nombre de 2 ou 3 ([6]).

Les ramifications des artères des bras, dans les divers individus de *Opisthoteuthis depressa*, ne présentent aucune régularité ([7]).

Suivant les individus de *Octopus vulgaris*, on trouve deux dispositions différentes des veines supracéphaliques : normalement, celles-ci naissent entre les deux veines des bras dorsaux droit et gauche de la première paire, mais aussi souvent la droite

---

([1]) Owen, *Memoir on the Pearly Nautilus* (Nautilus pompilius). London, 1832, p. 28 (15 orifices). — Valenciennes, *Nouvelles recherches sur le Nautile flambé*. (Arch. Muséum Paris, t. II, 1841, p. 287 [22 orifices].)

([2]) Willey, *Contribution to the Natural History of the Pearly Nautilus*. (Willey's Zool. Res., part VI, 1902, p. 811.)

([3]) Willey, *The oviposition of* Nautilus macromphalus. (Proc. Roy. Soc. London, vol. LX, 1897, p. 471.)

([4]) Willey, *Letters from New Guinea on Nautilus and some other Organisms*. (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XXXIX, 1896. — Griffin, *The Anatomy of* Nautilus pompilius. (Mem. Nat. Acad. Sci. [Washington], vol. VIII, 1900, p. 181.)

([5]) Griffin, *loc. cit.*, p. 181.

([6]) Williams, *The vascular system of the Common Squid*, Loligo Pealei. (Amer. Natur., vol. XXXVI, 1902.)

([7]) Meyer, *Die Anatomie von* Opisthoteuthis depressa. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXXXV, 1906, p. 212.)

naît en dehors de la veine du bras (1) (fig. 120); les veines pharyngo-ophthalmiques y donnent parfois naissance à une partie des veines du ganglion pédieux (2); dans quelques individus de la même espèce, la veine génitale s'ouvre dans le tube péritonéal droit et non comme normalement dans la partie postérieure du sinus (3): les tubes péritonéaux communiquent avec deux parties différentes du sinus mésentérique : les lumières de communication sont partagées par des muscles valvulaires régulateurs, dont la disposition est assez irrégulière et montre de grandes différences

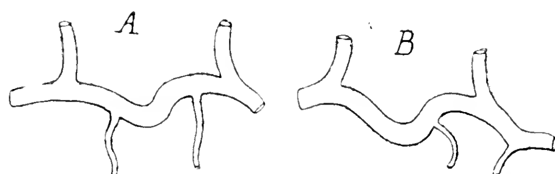


Fig. 120. — *Octopus vulgaris,* deux dispositions différentes des veines supracéphaliques : *A*, disposition normale, les deux veines supracéphaliques (inférieures) naissant entre les deux veines des bras dorsaux; *B*, disposition anormale : la veine supracéphalique droite naissant en dehors de la veine du bras. — D'après Grimpe.

individuelles (4); de nombreuses anomalies ont été rencontrées dans le parcours du tube péritonéal droit (5); de même l'aorte céphalique a présenté de nombreuses anomalies dans certains individus (6); la moitié de ceux-ci seulement présentaient la disposition normale des artères infundibulaires : elles peuvent naître d'un tronc commun hors de l'aorte antérieure, au lieu de provenir — comme normalement — par deux troncs indépendants hors des artères pédieuses (7); enfin, outre les vaisseaux, les valvules elles-mêmes révèlent des différences individuelles (8).

---

(1) Grimpe, *Das Blutgefässsystem der Dibranchiaten Cephalopoden (Octopoda).* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd CIV, 1913, p. 541.)
(2) *Ibid.*, p. 572.
(3) *Ibid.*, p. 575.
(4) *Ibid.*, p. 574.
(5) *Ibid.*, p. 575.
(6) *Ibid.*, p. 610, figure.
(7) *Ibid.*, p. 609.
(8) *Ibid.*, p. 573.

8. — SYSTÈME RESPIRATOIRE.

A. **Amphineures.** — *a*) Polyplacophores. — Le nombre de branchies peut varier dans la même espèce suivant les individus; l'oscillation peut atteindre 8 branchies de différence; en outre, le nombre est fréquemment différent de l'un à l'autre côté sur le même individu, c'est-à-dire qu'il n'y a pas toujours symétrie : ici l'oscillation peut aller jusqu'à 4 unités (par exemple : *Acanthochiton bisulcatus*, différence de 3; *Ischnochiton fruticosus*, de 4; *Chiton quoyi*, de 4; ailleurs de 1 ou 2 (1).

Le nombre de branchies, dans une même espèce, augmente souvent avec la taille; mais ce n'est nullement là une règle constante, et il arrive dans bien des cas que des individus plus grands aient moins de branchies que des individus plus petits; ainsi un *Plaxiphora setifera* de 35 millimètres de long avait de chaque côté 41 branchies, tandis qu'un autre de 49 millimètres n'en possédait que 37; et, d'autre part, un exemplaire de 63 millimètres en présentait 48 de chaque côté, alors qu'un second de 83 millimètres en portait 40 et 41 (2); les *Cryptoplax burrowi*, qui ont le moins de branchies, sont les plus grands et les plus petits (3); dans *Tonicia sowerbyi* de 8 millimètres, il y avait 19 branchies, et dans un spécimen de 15 millimètres, 18 (4); dans *Acanthopleura spiniger* de 60 millimètres, 67 branchies, de 80 millimètres, 65, de 83 millimètres, 69, de 84 millimètres, 75, de 90 millimètres, 67 (5); dans *Schizochiton incisus* de

---

(1) von Wissel, *Pacifische Chitonen*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XX, 1904, respectivement pp. 597, 616 et 620.)

(2) Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*. Theil C. (Loc. cit., p. 294.)

(3) Nierstrasz, *Die Chitonen der Siboga-Expedition*. (Résult. Expéd. Siboga, monogr. XLVIII, 1905, p. 73.)

(4) *Ibid.*, p. 92.

(5) *Ibid.*, p. 100.

14 millimètres, 31 ou 32 branchies, de 21 millimètres, 30, de 35 millimètres, 32 ([1]); dans *Ischnochiton alatus* de 26 millimètres, 35 branchies, de 34 millimètres, 35 ou 33, de 33 millimètres, 33 ([2]); dans *I. dautzenbergi* de 17 millimètres, de 22 à 24 branchies, de 30 millimètres, 22 ([3]); dans *I. rissoi* de 14 millimètres, 23 branchies, de 18 millimètres, 20 ou 21 ([4]); dans *I. textilis* de 8 millimètres, 24 branchies, de 15 millimètres, environ 21 ([5]); dans *I. oniscus* de 10 millimètres, 20 à 22 branchies, de 17 millimètres, 18 ou 19 ([6]); dans *Chiton nigrovirens* de 8 millimètres, 25 ou 26 branchies, de 13 millimètres, 22 à 24 ([7]); dans *C. magnificus* de 90 millimètres, moins de branchies que les individus de 46 à 82 millimètres ([8]).

Cette réserve faite, on peut constater que la variation individuelle du nombre des branchies chez les adultes a été reconnue dans la généralité des espèces, avec oscillation de plusieurs unités; celles-ci peuvent atteindre 4 dans quelques formes : *Ischnochiton comptus, Leptoplax varius, Cryptochiton burrowi, Chiton oculatus* ([9]).

La variabilité atteint 5 branchies d'écart dans *Boreochiton marginatus* ([10]); en effet, sur un nombre suffisant de spécimens

---

([1]) Nierstrasz, *Die Chitonen der Siboga-Expedition.* (Result. Expéd. Sigoba, monogr. XLVIII, p. 105.

([2]) *Ibid.*, p. 20.

([3]) Nierstrasz, *Remarks on the Chitonidae.* (Tydschr. Ned. Dierk. Vereen., 2e série, deel X, 1906, p. 165.)

([4]) *Ibid.*, p. 165.

([5]) Nierstrasz, *Beiträge zur Kenntniss der Fauna von Süd-Afrika.* VI. *Chitonen aus der Kapcolonie und Natal.* (Zool. Jahrb. [Syst. Geogr. und Biol.], Bd XXIII, 1906, p. 492.)

([6]) *Ibid.*, p. 494.

([7]) *Ibid.*, p. 503.

([8]) Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen.* Theil B. (Loc. cit., p. 43.)

([9]) Nierstrasz, *Die Chitonen der Siboga-Expedition.* (Loc. cit., respectivement pp. 26, 53, 73 et 75.)

([10]) Pelseneer, *Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques.* (Loc. cit., p. 18.)

adultes, le nombre de branchies oscille de 15 à 20 par rangée et les deux rangées, droite et gauche, ne sont pas toujours symétriques (environ 50 %). La courbe construite d'après l'examen de nombreuses rangées montre que : 1° la variation est continue, avec tous les intermédiaires, en nombre d'autant plus grand que la disposition est plus voisine de la moyenne (17); 2° que le « mode » (ordonnée maximum) est très voisin de cette moyenne; 3° mais que les plus grands individus ne sont pas ceux qui présentent le plus grand nombre de branchies : ainsi de petits spécimens en possèdent 19 ou 20 paires, tandis que de grands peuvent en montrer 15, 16 ou 17.

L'écart arrive aussi à 5 branchies dans *Acanthochiton discrepans* (1). La variabilité peut être de 6 au maximum chez *Callochiton pumiceus* (15 à 21) (2), *Lepidopleurus lineatus* (12 à 18) (3), *Acanthochiton zelandicus* (23 à 29) (4), *Tonicia confossa* (20 à 26) (5). Elle atteint jusqu'à 7 dans *Acanthochiton garnoti* (20 à 27) (6) et *Boreochiton marmoreus* (15 à 22) (7). Elle arrive enfin à 8 chez *Chiton olivaceus* (28 à 36) (8) et *Cryptoplax larvaeformis* (30 à 38) (9).

Par suite de cette oscillation dans le nombre des branchies des Chitons, les orifices rénal et génital y sont parfois séparés par une quantité anormale de ces organes, généralement en plus : *Chiton olivaceus*, quelquefois 2 ou 3 au lieu de 1; *C. nigrovirens*, 2 ou 4 au lieu de 1; *Acanthopleura spiniger*, une fois

---

(1) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 18.

(2) PLATE, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*. Theil B. (LOC. CIT., p. 177.)

(3) NIERSTRASZ, *Die Chitonen der Siboga-Expedition*, p. 8.

(4) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 18.

(5) NIERSTRASZ, *Die Chitonen der Siboga-Expedition*, p. 91.

(6) NIERSTRASZ, *Beiträge zur Kenntniss der Fauna von Süd-Afrika*. (LOC. CIT., p. 492.)

(7) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 18.

(8) *Ibid.*, p. 18.

(9) NIERSTRASZ, *Die Chitonen der Siboga-Expedition*, p. 73.

3 au lieu de 2; *A. granulata*, 3 ou 4 au lieu de 2; *Ischnochiton sanguineus*, parfois 3 au lieu de 2 (¹); *I. magdalenensis*, 4 au lieu de 3 (²); et exceptionnellement moins que le nombre normal : *Chiton pellis serpentis*, trois fois 1 au lieu de 2 (³): *Ischnochiton longicymba*. 2 au lieu de 3 (⁴).

Il a été observé assez fréquemment que des branchies de Polyplacophora étaient divisées plus ou moins près de leur insertion : ainsi un *Acanthochiton zelandicus* a montré une

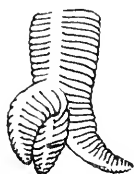


Fig. 121.
Boreochiton marginatus,
une branchie trifurquée.
D'après Pelseneer.

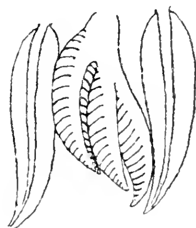


Fig. 122.
Plaxiphora coelata,
une branchie trifurquée.
D'après Pelseneer.

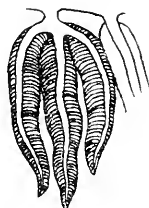


Fig. 123.
Ischnochiton sp.,
une branchie trifurquée.
D'après Pelseneer.

branchie trifurquée (⁵), *Boreochiton marginatus*, *Plaxiphora coelata*, *Ischnochiton sp.* ont présenté chacun un ou plusieurs cas de trifurcation, le dernier tout à fait complet (fig. 121-123), et *Acanthopleura echinata*, quelques cas de trifurcation plus ou moins profonde (⁶).

b) Aplacophora. — Les organes branchiaux y montrent aussi une certaine variabilité dans la forme et surtout le nombre. *Hemimenia intermedia* et *Cyclomenia holoserica* possèdent un

(¹) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 25.
(²) *Ibid.*, p. 26.
(³) *Ibid.*, p. 25.
(⁴) *Ibid.*, p. 26.
(⁵) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 28, respectivement pl. II, fig. 17, 18, 21, 19 et 20.
(⁶) Plate, *loc. cit.*, Theil A, pl. X, fig. 95 à 97.

nombre inconstant de branchies : environ 20 (1) ; *Chaetoderma loveni* montre de 8 à 12 lamelles branchiales (2) ; *Holomenia gravida* porte de 20 à 30 branchies; *Pachymenia abyssorum*, 5 ou 6 paires de branchies; *Alexandromenia agassizi*, environ 40 (3) ; *Paramenia impexa*, de 12 à 20 (4).

B. **Gastropodes**. — *a*) STREPTONEURES. — Le nombre des filaments branchiaux peut varier avec l'âge : ainsi chez *Crepidula plana* où un individu de 75cm3 présentait 204 filaments, tandis qu'un individu de 5cm3 n'en montrait que 53 seulement (5). De même dans les *Atlanta*, le nombre de ces filaments peut monter avec l'âge jusqu'à 10 ou 12 (6).

Mais il peut aussi y avoir une variation du nombre des filaments branchiaux entre individus de taille pareille, surtout parmi les Hétéropodes. Par exemple, dans *Pterotrachaea keraudreni*, il y de 12 à 15 filaments (7) ; dans *P. (Firola) coronata*, il n'est pas rare que le nombre de filaments varie suivant les individus (8) ; *P. frederici* en a de 10 à 12 (9) ; *P. hippocampus* et *P. souleyeti*, de 12 à 14 (10) ; *P. scutata*,

---

(1) NIERSTRASZ, *The Solenogastres of the Siboga-Expedition*. (RÉS. EXPLOR. SIBOGA, monogr. XLVII, 1902, respectivement pp. 27 et 32.)

(2) *Ibid.*, p. 36.

(3) HEATH, *The Solenogastres*. (MEM. MUS. COMP. ZOOL., vol. XLV, 1911, respectivement pp. 128, 75 et 133.)

(4) PRUVOT, *Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 2e série, t. IX, 1891, p. 724.)

(5) CONKLIN, *Environmental and sexual dimorphism in* Crepidula. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1898, p. 438.)

(6) GEGENBAUR, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*. Leipzig, 1855, p. 119.

(7) SOULEYET, *Zoologie du voyage de la Bonite*. Paris, t. II, 1852, p. 345.

(8) LEUCKART, *Zoologische Untersuchungen*. Giessen, Heft 3, 1854, p. 48.

(9) GEGENBAUR, *loc. cit.*, p. 172.

(10) VAYSSIÈRE, *Mollusques Hétéropodes provenant des campagnes des yachts « Hirondelle » et « Princesse Alice »*. (RÉS. CAMP. SCI. ALBERT DE MONACO, fasc. XXVI, 1904, p. 36.)

de 8 à 12 (1); et en général, au sein d'une même espèce, on observe la variation individuelle du nombre de ces filaments branchiaux (2).

Il y a même des Hétéropodes où la branchie, d'ailleurs peu développée, peut être peu distincte ou même tout à fait nulle : certains individus femelles de *Firoloides kowalevskyi* (3); et il arrive que la majorité des exemplaires chez *Atlanta lesueuri* ne présentent aucune trace de filaments branchiaux (4).

Chez divers autres Prosobranches, la même variation du nombre des filaments de la branchie a été observée; exemples : *Littorina littorea*, de 45 à 60; *L. obtusata*, de 35 à 40; *Lacuna pallidula*, de 35 à 45 filaments cténidiaux; de même que pour le nombre des lames branchiales péripalléales des Patelliens : 80 à 100 dans *Helcion pellucidum* (5); 12 à 15 filaments cténidiaux chez *Truncatella truncatula*, 20 à 25 chez *Crepidula moulinsi* et 8 à 10 chez *Scissurella costata* (6).

b) Euthyneures opisthobranches. — Le nombre des pinnules de la branchie varie dans ce groupe (et surtout chez les Pleurobranchiens) de l'un à l'autre individu; exemples : *Bulla*

---

(1) Gegenbaur, *loc. cit.*, p. 185. — Tesch, *Pteropoda and Heteropoda (Percy Sladen Trust Expedition)*. (Trans. Linn. Soc. London [Zool.], vol. XIV, 1910, p. 183.)

(2) Krasucki, *Untersuchungen über Anatomie und Histologie der Heteropoden*. (Bull. Acad. Cracovie [Sci. math. und nat.], 1911, p. 415.)

(3) Tesch, *loc. cit.*, p. 184.

(4) Huxley, *On the Morphology of the Cephalous Mollusca*. (Phil. Trans. Roy. Soc. London, vol. CXLIII, 1853, p. 37.)

(5) Clark, *A History of the British Marine Testaceous Mollusca*. London, 1855, respectivement pp. 341, 348, 349 et 258.

(6) Vayssière, respectivement *Étude sur l'organisation de la* Truncatella truncatula. (Journ. de Conch., 1885, p. 20 du tiré à part.) — *Observations zoologiques sur le* Crepidula Moulinsii *Michaud*. (Loc. cit., 1893, p. 15 du tiré à part.) — *Étude zoologique de la* Scissurella costata *var.* laevigata. (Loc. cit., 1894, p. 8 du tiré à part.)

striata, 20 à 25 paires de « houppes » (1); *Gastropteron meckeli*, 25 à 30; *G. pacificum*, 16 à 20 (2); *Umbrella mediterranea*, de 20 à 25 pinnules (3). Dans les Pleurobranchidae, le nombre des pinnules de la branchie peut varier suivant la taille, mais toutefois aussi suivant les individus de même taille; ainsi, il y en a chez *Pleurobranchus aurantiacus*, 16 ou 17; *P. monterosatoi*, 24 ou 25 (4); *Berthella brocki*, 20 à 23; *B. citrina*, 20 à 25; *Bouvieria ocellata*, de 22 à 24; *Susania testudinaria*, de 25 à 29; *Oscanius membranaceus*, de 24 à 28 (5).



Fig. 124. — *Thecacera pennigera*, individu avec cinq houppes branchiales, au lieu de trois; vu du côté droit. *ap. bi*, appendice dorsal bifurqué; *b*, bouche; *br*, branchies; *p*, pied; *t''*, tentacule. — Original.

Variation du nombre des « branchies » ou houppes branchiales dans les Doridiens : Ce nombre peut y augmenter avec l'âge (6), mais il varie aussi chez des individus de même taille, là notamment où ce nombre est normalement fixe et peu élevé (3 par exemple) : *Thecacera pennigera*, 4 ou 5 au lieu de 3 (fig. 124) et une fois seulement 2; *Ancula cristata*, une fois 2 au lieu de 3

---

(1) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. I. (Loc. cit., 1885, p. 14.)

(2) Bergh, *Die Gattung Gastropteron*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd VII, 1893, respectivement pp. 288 et 304.)

(3) Moquin-Tandon, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 5e série, t. XIV, 1870, p. 23.)

(4) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. I. (Loc. cit., 1885, respectivement pp. 116 et 129.)

(5) Vayssière, *Monographie de la famille des Pleurobranchidés*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 8e série, t. VIII, 1898, respectivement pp. 259, 263, 288, 364 et 385.)

(6) Cuénot, *Contributions à la faune du bassin d'Arcachon. III. Doridiens*. (Bull. Soc. Sci. Arcachon, 1903, p. 12.) — Bergh, *Die Opisthobranchiata der Siboga-Expedition*. (Rés. Explor. Siboga, monogr. L, 1905, p. 145; etc.)

(observations personnelles); *Aegires puntilucens*, une fois 2 au lieu de 3 (¹); *Trevelyana striata*, 12 à 14 (²); *Goniodoris nodosa*, de 11 à 16 (deux fois 15, une fois 16) (fig. 126) (observations personnelles sur des adultes); *Lamellidoris bilamellata*, de

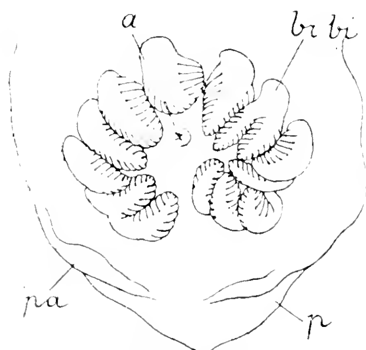


FIG. 125. — *Goniodoris nodosa*, partie postérieure du corps, montrant une branchie bifurquée; vue dorsale. *a*, anus; *br. bi*, branchie bifurquée; *pa*, manteau; *p*, pied. — Original.

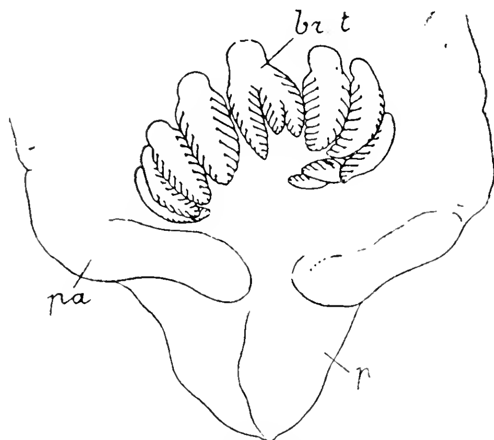


FIG. 126. — *Goniodoris nodosa*, partie postérieure du corps, montrant une branchie trifurquée; vue dorsale. *br. t*, branchie trifurquée; *p*, pied; *pa*, manteau. — Original.

20 à 29 (observations personnelles sur des adultes, avec tous les intermédiaires entre les nombres extrêmes); *Polycera quadrilineata*, de 5 à 9 (³); les divers *Chromodoris*: *C. luteorosea*, de 6 à 8 (⁴); *C. elegans*, de 9 à 11 (⁵); *C. papulosa*,

---

(¹) BERGH, *Beiträge zu einer Monographie der Polyceraden*. II. (VERHANDL. K. K. ZOOL. BOT. GESELLSCH. WIEN, Bd XXX, 1880, p. 652.)

(²) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranches de la mer Rouge et du golfe d'Aden*, part. II. (ANN. FACULTÉ SCI. MARSEILLE, t. XX, 1912, p. 62.)

(³) BERGH, VAYSSIÈRE et ELMHIRST, *loc. cit.*

(⁴) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. III. (ANN. MUS. MARSEILLE, t. VI, 1901, p. 36.)

(⁵) *Ibid.*, p. 39.

de 6 à 8 ([1]), etc.; *Idalia elegans*, de 14 à 18 ([2]); *Doris verrucosa*, de 10 à 18 ([3]); *D. pilosa*, de 7 à 9; *D. planata*, de 6 à 9; *D. depressa*, 10 ou 11 ([4]).

Ces branchies des Pleurobranchiens et des Doridiens peuvent être occasionnellement divisées plus ou moins profondément en plusieurs houppes montrant des axes primaires multiples :

1. *Exemples de bifurcation.* — *Chromodoris villafranca* (observation personnelle); *Goniodoris nodosa* (deux fois, idem) (fig. 125); *Doris verrucosa* ([5]).

2. *Exemples de trifurcation.* — *Goniodoris nodosa*, une fois (fig. 126); *Doris verrucosa* ([6]); *Berthella minor* ([7]) (fig. 127).

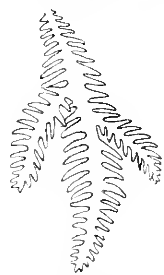


Fig. 127. *Berthella minor*, branchie trifurquée. D'après Bergh.

Un *Doris verrucosa* avait une branchie hexafurquée ([8]) et dans un *Chromodoris inopinata*, il y avait 3 branchies inégalement multifides ([9]).

Subdivision des pinnules : Dans certains Doridiens, chaque feuillet branchial est simplement pinné; dans plusieurs de ces formes à branchies simples, on observe parfois des branchies bipinnées, c'est-à-dire à pinnules elles-mêmes divisées : *Doris verrucosa* et diverses espèces de *Chromodoris* ([10]).

([1]) Bergh, *Die Opisthobranchiata der Siboga-Expedition*, p. 156.

([2]) Vayssière, *loc. cit.*, 1901, p. 79. — Alder and Hancock, *loc. cit.*, fam. 1, pl. XXVII.

([3]) Cuénot, *loc. cit.*, p. 12.

([4]) Alder and Hancock, *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca.* (Ray Society, 1845 à 1855, passim.)

([5]) Cuénot, *loc. cit.*, p. 12.

([6]) *Ibid.*, p. 12.

([7]) Bergh, *Die Opisthobranchiata der Siboga-Expedition*, Bd XI, fig. 48.

([8]) Cuénot, *loc. cit.*, p. 12.

([9]) Bergh, *loc. cit.*, p. 158, pl. XVI, fig. 52.

([10]) Eliot, in Alder and Hancock, *A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca*, part VIII (supplementary). (Ray Society, 1910, p. 83.)

Absence de rétractilité : Beaucoup de Doridiens (les Cryptobranches) peuvent rétracter leurs branchies dans une cavité branchiale du manteau; *Doriopsis rubra*, normalement cryptobranche, présente des individus à poche branchiale atrophiée (1).

c) Pulmonés. — Les saillies branchiales intrapulmonaires de *Siphonaria australis*, dans des adultes de taille moyenne, varient en nombre de 20 à 33 (observations personnelles); la branchie palléale de *Planorbis corneus*, à bord normalement entier, s'est montrée une fois fortement échancrée à son extrémité libre (fig. 128) (observation personnelle). La même branchie ou lobe respiratoire de *Ancylus fluviatilis* est très inégalement développée dans les différents cours d'eau (2).

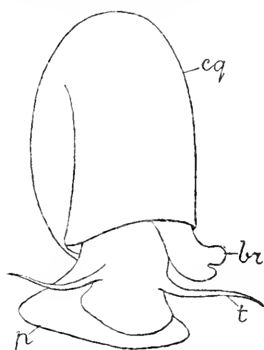


Fig. 128. — *Planorbis corneus albinos* (sans pigment rétinien), dont la branchie palléale est échancrée à l'extrémité libre, vue antérieure. *br*, branchie; *cq*, coquille; *p*, pied; *t*, tentacule. — Original.

La taille ou l'âge auquel les jeunes Pulmonés basommatophores viennent respirer l'air atmosphérique et vider leur poumon de l'eau qui s'y trouvait varie assez bien au sein d'une même espèce, notamment chez les Limnéens : chez *Limnaea stagnalis*, cet âge oscille entre un jour et demi et dix jours ou même un peu davantage (3); de même, dans *L. auricularia*, certains nouveau-nés avaient de l'air dans le poumon au deuxième jour de leur sortie de l'œuf; d'autres, élevés avec les précédents, à partir de l'éclosion, sans être

---

(1) Eliot, *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)*, vol. XXXI, 1908, p. 118.

(2) Bouchard-Chantereaux, *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans le département du Pas-de-Calais*. (Mém. Soc. Agric. Sci. et Arts. Boulogne-sur-Mer, 1836, p. 215. 1837.)

(3) Trente-six à quarante-huit heures : De Quatrefages, *Mémoire sur l'embryogénie des Planorbes et des Limnées*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 2e série, t. 1, 1834, p. 113.) — De mon côté, j'ai vu de jeunes *L. stagnalis* de six jours, ayant déjà une taille double de celle de l'éclosion, sans air dans le poumon, et dans une eau sans calcaire; cet âge s'est prolongé jusqu'à plus de dix jours.

empêchés d'arriver à la surface, ont conservé la cavité palléale pleine d'eau pendant fort longtemps : parmi eux il s'en est trouvé assez bien qui, sous une couche d'eau de quelques centimètres seulement, sont restés pendant deux et trois mois sans prendre la respiration aérienne et ont gardé un poumon « aquatique » aussi longtemps que l'expérience a été continuée (observations personnelles) ; j'ai eu également de jeunes *Physa fontinalis* qui, six semaines après l'éclosion, étaient encore sans air dans le poumon.

On sait d'ailleurs que des individus de diverses espèces de Limnées peuvent conserver longtemps et même indéfiniment la respiration aquatique, tant à l'état naturel qu'expérimentalement : *L. glabra* a pu être conservé sous l'eau — sans contact avec l'air extérieur pendant dix-neuf jours (1), *L. stagnalis* pendant cinquante-deux (2) et même nonante et un jours (3).

Les *Limnaea stagnalis* et *L. palustris* var. *abyssicola*, des zones profondes du lac de Genève, ont leur poumon plein d'eau (4) ; diverses autres espèces vivent aussi dans certaines localités à des profondeurs telles ne peuvent respirer l'air en nature : *L. auricularia* dans le lac de Constance (5), dans le lac de Genève (6), *L. mighelsi* dans Crystal Lake (7). Il est connu d'ailleurs que l'eau peut entrer dans la cavité palléale des *Chilina dombeyi*, chez lesquels la respiration est alternativement aquatique et aérienne (8) ; et l'on s'explique ainsi que quelques

(1) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. I, p. 81.

(2) Brockmeyer, *Forschungsber. Biol. Stat. Plön*, Bd IV, 1896, p. 262.

(3) Pauly, *Ueber die Wasserathmung der Limnaeiden*. München, 1877, p. 32.

(4) Forel, *Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman*. (Bull. Soc. Vaud. Sci. nat. [Lausanne], t. XIII, 1874, pp. 53 et 112) (de jeunes *L. palustris* var. *abyssicola*, de trois à quatre jours, développés dans la profondeur, ont repris facilement la respiration pulmonaire, quand ils ont été amenés à la surface).

(5) von Siebold, *Ueber das Anpassungsvermögen der mit Lungen athmenden Molluscen*. (Sitzungsber. Akad. München [Math.-Phys. Cl.], 1875, pp. 40 et 41 [70 m.].)

(6) André, *Note sur une Limnée de la faune profonde du lac Léman*. (Journ. of Malacol., vol. VIII, 1901, p. 35 [40 m.].)

(7) Walker, *Note on the habits of* Limnaea mighelsi. (Nautilus, vol. XIV, 1910, p. 8 [4 m.].)

(8) Plate, *Mittheilungen über zoologische Studien an chilenischen Küste*. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1894, p. 1269.)

Pulmonés basommatophores se soient adaptés à garder normalement toute leur vie la respiration aquatique : *Planorbis cristatus* (ou *nautileus*) par exemple (¹).

Mais dans les Pulmonés aquatiques à respiration aérienne, il y a aussi de grandes variations dans le nombre des aspirations faites à la surface, dans leur durée et leurs intervalles. *Limnaea elodes* offre à ce point de vue de très importantes variations individuelles : la durée de ces aspirations va d'une fraction de seconde jusqu'à nonante-six secondes, et leur intervalle de quinze secondes à plusieurs heures (jusqu'à plus de sept heures) (²). Pour *Limnaea palustris*, on a constaté qu'entre deux aspirations il peut s'écouler de neuf à quarante-deux minutes (³). Chez *Planorbis corneus* la durée des inspirations varie de dix à vingt secondes, et leurs intervalles de seize à trente-six minutes (⁴).

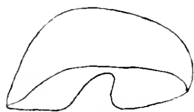


Fig. 129. — *Lucina fragilis*, branchie du côté droit, présentant une échancrure profonde de son bord ventral, vue intérieure. — Original.

Le poumon de *Oncidiella patelloides* (et vraisemblablement de tous les Oncidiidae) est une cavité ramifiée de conformation variant d'un individu à un autre (observations personnelles).

C. **Lamellibranches.** — *a*) Variation dans la forme générale. — Un exemplaire de *Lucina fragilis* avait le bord ventral de la lame branchiale droite profondément échancré vers son milieu (fig. 129) ; un *Anodonta cygnea* vivant a été vu aussi avec les branchies avortées (⁵) : il ne semble pas que ces organes

---

(¹) Willem, *Prosobranches aériens et Pulmoné aquatique*. (Bull. Acad. Belg., 3e série, t. XXIX, 1895, p. 82.)

(²) Walter, *The Behavior of the Pond Snail*. (Cold Spring Harbor Monographs, vol. VI, 1906, p. 15.)

(³) Baker, *The Limnaeidae of North and Middle America recent and fossil*. (Chicago Acad. of Sci., Special Publications, 1911, p. 3.)

(⁴) Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. 1, p. 305.

(⁵) Bloomer, *On some malformed specimens of* Anodonta cygnea *L.* (Journ. Malacol. London, vol. VII, 1900, p. 138.)

puissent être le siège de régénération (si ce n'est pour les branchies incubatrices de *Cyclas*) ([1]).

b) VARIATION DU NOMBRE DES FILAMENTS BRANCHIAUX. — Ce nombre peut augmenter avec l'âge; mais il varie aussi suivant les individus du même âge. Il oscille autour de 65 chez *Nucula nucleus* et de 170 chez *Solenomya togata* ([2]). Dans une même branchie, il y a parfois plus de filaments d'un côté que de l'autre : *Nucula delphinodonta*, *Yoldia limatula* ([3]).

Le nombre des filaments branchiaux peut varier encore par fusion de deux ou plusieurs filaments sur une partie de leur longueur : la chose a été constatée fréquemment dans *Cardium edule* et *Batissa tenebrosa* ([4]), d'une façon moins marquée dans quelques autres espèces et accidentellement chez *Donax politus* ([5]); elle est probablement assez répandue, si l'on en juge d'après certaines figures de coupes de branchies ([6]).

Dans les branchies plissées, ce qui varie très souvent c'est le nombre des jonctions interlamellaires et conséquemment le nombre de filaments par plissement de la branchie : *Pecten irradians* et *Venus mercenaria* ([7]). *Pinna (Atrina) rigida* ([8]),

---

([1]) POJARKOFF, *Incubation des embryons et régénération des branchies chez les Cylcas* (Sphaerium corneum L.). (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 5e série, t. V, 1910.)

([2]) PELSENEER, *Contributions à l'étude des Lamellibranches.* (ARCH. DE BIOL., t. XI, 1891, respectivement pp. 162 et 180.)

([3]) DREW, *The Life-History of* Nucula delphinodonta. (QUART. JOURN. MICR. SCI., vol. XLIV, 1901, p. 361.) — DREW, Yoldia limatula. (MEM. BIOL. LABOR. JOHNS HOPKINS UNIV., vol. IV, 1899, p. 12.)

([4]) RICE, *Fusion of Filaments in the Lamellibranch Gill.* (BIOL. BULL. [BOSTON], vol. II, 1900, p. 74.)

([5]) *Ibid.*, p. 77.

([6]) VAN HAREN, *Die Lamellibranchiaten gesammelt während der Fahrten des « Willem Barents ».* (NIEDERL. ARCH. F. ZOOL., Suppl. Bd, I, 1882, pl. III, fig. 42 [*Cardium ciliatum*].) — PELSENEER, *Contribution à l'étude des Lamellibranches.* (LOC. CIT., 1891, pl. XIV, fig. 49.)

([7]) KELLOG, *A Contribution to our Knowledge of the Morphology of Lamellibranchia.* (BULL. U. S. FISH. COMM., vol. X, 1890, pp. 420 et 422.)

([8]) GRAVE, *Anatomy and Physiology of the Wing-Shell* Atrina rigida. (BULL. BUR. FISH. U. S., vol. XXIX, 1909, p. 419 [10 à 12].)

Ostrea edulis et *Venus chione* (1), *Lima hians* (2), *Aetheria plumbea* (3), diverses espèces de Najades (4), *Donax trunculus* et *Mya arenaria* (5), *Cardium edule* (6) et un grand nombre d'autres formes (7).

Quant au nombre des plissements eux-mêmes, il est variable également dans la généralité des espèces, ainsi que les unions interfoliaires qui les déterminent. La nature même de certaines de ces unions peut changer au sein d'une même espèce : ainsi, dans un spécimen de *Meleagrina vulgaris,* les 12 filaments d'un plissement étaient joints par une union organique complète (8).

Des septa, complets ou non, divisent l'intérieur des lames branchiales des Najades femelles en « water-tubes » de grandeur variable (par suite de la variabilité de leur propre nombre) (9) ; et ceci explique la variabilité des rangées d'œufs dans les branchies de ces femelles (10).

Chez *Perna ephippium*, c'est à des intervalles variant de 11 à 15 filaments que se trouvent les septa joignant les deux branches d'un même filament (11).

Les branchies peuvent présenter le phénomène de concrescence avec la masse abdominale, avec le manteau et entre

(1) Bonnet, *Der Bau und die Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme.* (Morph. Jahrb., Bd III, 1877, pp. 297 et 299.)

(2) Pelseneer, *loc. cit.,* p. 201 (plus ou moins de 16).

(3) Anthony, *Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques Acéphales Dimyaires.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 9e série, t. I, 1905, p. 357.)

(4) Ortmann. *A Monograph of the Najades of Pennsylvania.* (Mem. Carnegie Museum, vol. IV, 1911, p. 291 [5 à 20, toujours moins dans les femelles].)

(5) Sluiter, *Beiträge zur Kenntniss des Baues der Kiemen bei der Lamellibranchiaten.* (Niederl. Arch. f. Zool., Bd IV, 1879, pp. 9 et 12.)

(6) Johnstone, *Cardium.* (Liverpool Mar. Biol. Com. Mem., vol. II, 1899, p. 45.)

(7) Ridewood, *On the Structure of the Gills of the Lamellibranchia.* (Phil. Trans. Roy. Soc. London, série B, vol. CXCV, 1903, pp. 211 à 247.)

(8) Herdman, *Note on some Points in the Structure of the Gill of the Ceylon Pearl-Oyster.* (Journ. Linn. Soc. London [Zool.], vol. XXIX, pl. XXVII, fig. 7.)

(9) Ortmann, *Monograph of the Najades of Pennsylvania.* (Loc. cit., p. 285.)

(10) Rabl, *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel.* (Jen. Zeitschr., Bd X, 1876, p. 310 [de 20 à 50].)

(11) Jackson, *Phylogeny of the Pelecypoda.* (Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. IV, 1890, p. 341.)

elles ; mais l'étendue de cette union peut varier dans une même espèce. Par exemple, dans certaines espèces de Najades, les connections entre le feuillet interne de la lame branchiale interne et la masse abdominale sont variables, parfois même d'un côté à l'autre chez un même spécimen (1). La longueur de cette union varie dans *Plagiola securis*; également dans *P. elegans*. où elle montre tous les intermédiaires entre soudure sur un quart de la longueur et soudure presque complète, à part un petit orifice libre en arrière; dans plusieurs espèces de *Lampsilis*, il peut y avoir union complète, ou incomplète avec un orifice libre en arrière (2).

Il en est de même pour les connexions des branchies entre elles. Ainsi dans *Perna ephippium*, le degré de concrescence des branchies entre elles varie suivant les individus : l'union existant seulement en arrière ou sur toute l'étendue — ici encore avec tous les intermédiaires (3) ; ces connexions varient encore, pour les branchies entre elles ou avec le manteau, suivant les spécimens, dans diverses espèces de Chamidae (4) et de *Septifer* (*S. bilocularis*, *S. excisus*) (5).

On a observé la variation du nombre des ouvertures de la cloison branchiale de diverses espèces de *Cetoconcha* (*Silenia*), surtout dans les groupes postérieurs d'ouvertures; dans *C. bulla*, il y a de 3 à 5 ouvertures postérieures intérieures et 2 ou 3 postérieures extérieures (6); chez *C. pelseneeri*, il peut y avoir 1 ou 2 orifices au groupe le plus postérieur (7).

Un feuillet branchial supplémentaire a été rencontré dans un

---

(1) Ortmann, *Monograph of the Najades of Pennsylvania*. (Loc. cit., p. 286.)

(2) *Ibid.*, p. 287.

(3) Jackson, *Phylogeny of the Pelecypoda*. (Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. IV, 1890, p. 326.)

(4) Odhner, *Studies on the morphology, the taxonomy and the relations of recent Chamidae*. (Kgl. Svensk. Akad. Handl., vol. LIX, n° 3, 1919, pp. 45, 48, 50 et 53.)

(5) *Ibid.*, p. 65.

(6) Dall, *Report on the Mollusca*. Part I. *Brachiopoda and Pelecypoda*. (Bull. Mus. Comp. Zool., vol. XII, 1889, p. 283.)

(7) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga*, p. 79.

individu de *Cardium (Hemicardium) cardissa* (¹) (fig. 130).

Les organes godronnés situés le long des branchies des Mytilidae varient en nombre suivant les spécimens, dans une

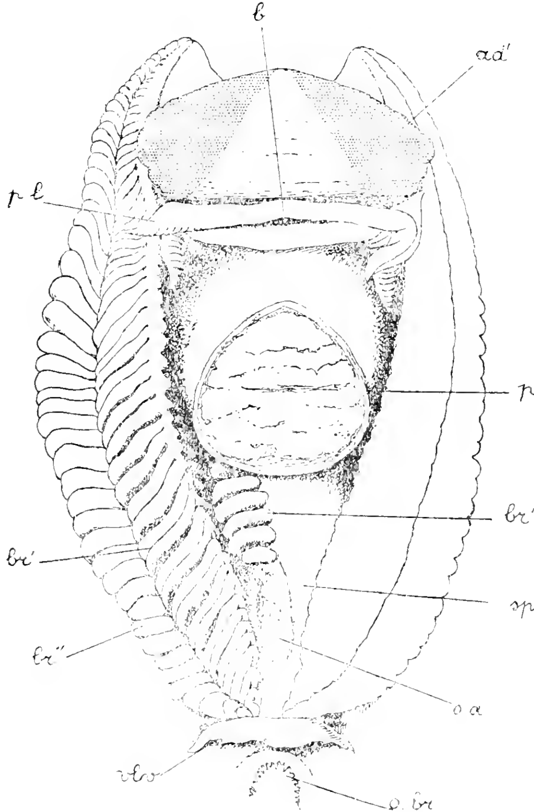


Fig. 130. — *Cardium (Hemicardium) cardissa*, vue ventrale d'un individu présentant à droite un feuillet branchial supplémentaire sur la cloison interbranchiale postpédieuse. *ad'*, adducteur antérieur; *b*, bouche; *br'*, lame branchiale interne; *br''*, lame branchiale externe de la branchie droite; *br'''*, feuillet branchial supplémentaire; *o. a*, orifice anal du manteau vu par transparence; *o. br*, orifice branchial; *p*, pied; *p. l*, palpe labiale; *sp*, cloison interbranchiale; *vlv*, valvule. — D'après Pelseneer.

même espèce (*Mytilus edulis*), et dans chacun d'eux, le nombre des plis oscille entre 40 et 50 (²).

(¹) Pelseneer. *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga*, p. 57, pl. XX, fig. 8.

(²) Sabatier, *Études sur la Moule commune* (Mytilus edulis). (Mém. Acad. Montpellier, vol. VIII, 1877, p. 55.)

D. **Céphalopodes.** — Le nombre des feuillets de la branchie est inconstant au sein de chaque espèce, de même que le nombre de plissements dans chaque feuillet.

Chez *Nautilus pompilius*, ce nombre de feuillets peut osciller, à la branchie antérieure, de 33 à 45 ; et à la branchie postérieure, de 40 à 65 ; dans des cas exceptionnels, on a même trouvé, à l'une ou à l'autre, 30 feuillets seulement (1).

Sur chaque feuillet branchial de *N. pompilius*, il y a une soixantaine de plis, dont parfois l'un est bifide (2).

Sepia officinalis montre, sur chaque feuillet de la branchie, 30 à 35 ondulations, avec 35 à 40 replis par ondulation (3) ; chez *Ommatostrephes sagittatus*, il y a de 10 à 12 replis par ondulation (4). La branchie de *Octopus vulgaris* porte, de chaque côté, 11 à 13 feuillets (5) ; celle de *Eledone moschata*, de 10 à 12 (6). De petites irrégularités se rencontrent dans la constitution des feuillets branchiaux des *Octopus* (7).

La branchie de *Spirula australis* porte de 22 à 24 paires de feuillets ou même moins (8).

---

(1) Owen, *Memoir on the Pearly Nautilus* (Nautilus pompilius) (36 et 48). — Valenciennes, *Nouvelles recherches sur le Nautile flambé*. (Loc. cit. [33 et 41].) — Joubin, *Recherches sur l'appareil respiratoire des Nautiles*. (Rev. Biol. Nord, t. II, 1890, p. 5 [45 et 40].) — Griffin, *The Anatomy of* Nautilus pompilius. (Loc. cit., p. 141 [30 à 45 et 30 à 65].)

(2) Schaefer, *Ueber die Atmungsorgane der tetra- und dibranchiaten Cephalopoden*. Leipzig, 1904, p. 10, pl. I, fig. 1.

(3) Joubin, *Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France*. (Arch. Zool. expér., 2e série, t. III, 1885, p. 111.)

(4) *Ibid.*, p. 121.

(5) Joubin, *loc. cit.*, p. 125. — Suivant Keferstein (*Bronn's Thierreich*, Bd III, 1866 p. 1387), cette oscillation serait de 10 à 12.

(6) Chéron, *Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes Dibranches*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 5e série, t. V, 1866, p. 22 [le nombre de ganglions du nerf branchial y varie d'une façon correspondante].)

(7) Schaefer, *loc. cit.*, p. 13.

(8) Owen, *Supplementary Observations on the Anatomy of* Spirula australis *Lamarck*. (Ann. Mag. Nat. Hist., 5e série, vol. III, 1879, p. 12 [24 paires].) — Huxley and Pelseneer, *Report on the Specimen of the genus* Spirula. (Zool. Challenger Exped., part LXXXIII, 1895, p. 14.) — Chun, Spirula australis. (Ber. math. phys. Kl. k. Sächs. Gesellsch. Wiss. Leipzig, Bd LXII, 1910, pl. I, fig. 2.)

9. — SYSTÈME EXCRÉTEUR.

A. **Amphineures.** — Il n'est pas rare de trouver dans diverses espèces de Chitons des individus dont un rein est asymétrique par rapport à l'autre; cette asymétrie porte sur l'extension en avant ([1]), ou bien un rameau d'un rein d'un côté s'étend souvent un peu de l'autre côté (au delà du plan médian) : *Chiton siculus* ([2]), *Acanthopleura echinata* ([3]), etc.; ou bien c'est la situation (ouverture) du canal réno-péricardique qui varie (divers Chitons) ([4]). Une fois, à gauche, la chambre urinaire (ou sac rénal) communiquait aussi avec l'entonnoir réno-péricardique (comme la branche antéro-postérieure du rein) : *A. echinata* ([5]). Dans un individu de *Cryptoplax (Chitonellus) larvaeformis*, les deux reins présentaient une communication entre eux ([6]).

Ensuite, dans diverses espèces, les diverticules latéraux du rein sont plus ou moins étendus suivant les individus et varient de grandeur relative ([7]). Enfin la position de l'orifice rénal extérieur peut varier, comme dans *Cryptochiton stelleri*, où exceptionnellement il n'est pas contre la dernière branchie ([8]).

B. **Gastropodes.** — Dans les Gastropodes à deux reins, du groupe des Fissurellidés, le rein gauche est surtout variable de conformation : celui de *Fissurella costaria* est tantôt entiè-

---

([1]) PLATE, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*. Theil C. (ZOOL. JAHRB., Suppl. Bd V, 1901, p. 537.) — Confirmé pour *Boreochiton marginatus*, par mes observations personnelles.

([2]) HALLER, *Die Organisation der Chitonen der Adria*. (ARB. ZOOL. INST. WIEN, Bd IV, 1882, p. 42.)

([3]) PLATE *loc. cit.*, Theil A, p. 148.

([4]) PLATE, *loc. cit.*, Theil C, p. 537.

([5]) *Ibid.*, Theil A, p. 144.

([6]) WETTSTEIN, *Zur Anatomie von* Cryptoplax larvaeformis *Burrow*. (JEN. ZEITSCHR., Bd XXXVIII, 1904, p. 497, pl. XII, fig. 27.)

([7]) PLATE, *loc. cit.*, Theil A, p. 149.

([8]) HEATH, *The excretory and circulatory systems of* Cryptochiton stelleri *Midd.* BIOL. BULL., vol. IX, 1905, p. 216.)

rement simple, tantôt légèrement ramifié ([1]); celui de *Puncturella (Cemoria) noachina* est différemment développé suivant les individus; il a des plis ou n'en présente pas, son entonnoir réno-péricardique est plus ou moins grand ou même absent ([2]).

Parfois le rein droit de *Haliotis tuberculata* n'est pas divisé à sa partie supérieure, en lobes et lobules, mais forme intérieurement de petites papilles ([3]).

Le rein ramifié des Nudibranches Tritoniens offre comme celui

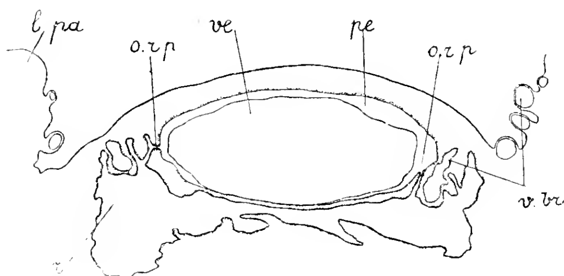


Fig. 131. — *Elysia viridis*, coupe transversale passant par le cœur, montrant deux des orifices réno-péricardiques multiples de position inconstante. *l. pa*, lobe palléal; *o. r. p.*, orifice réno-péricardique; *p*, péricarde; *r*, rein; *v. br*, veine branchiale; *ve*, ventricule. — D'après Pelseneer.

des Chitons une variabilité du nombre des branches : il en est ainsi dans *Tritonia hombergi* ([4]); de même dans *Scyllaea marmorata* ([5]), ces branches sont au nombre de 1 ou 2 sur les organes génitaux.

Elysia viridis présente un nombre considérable, mais un peu inconstant, d'orifices réno-péricardiques (de 10 à 12) ([6]) (fig. 131).

([1]) von Jhering, *Zur Morphologie der Niere der sog. « Mollusken »*. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd XXIX, 1877, p. 604.) — Confirmé par von Erlanger, *On the paired Nephridia of Prosobranchs, etc.* (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XXVIII, 1892, p. 597 [généralement sacciforme, parfois légèrement ramifié : fig. 5 et 19].)

([2]) A. Meyer, *Das Renogenitalsystem von* Puncturella noachina. (Biol. Centralbl., Bd XXXIII, 1913, p. 519.)

([3]) Wegmann, *Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides.* (Arch. Zool. expér., 2e série, t. II, 1884, p. 325.)

([4]) Observations personnelles.

([5]) Hancock, *On the Structure and Homologies of the Renal Organ in the Nudibranchiate Mollusca.* (Trans. Linn. Soc. London, vol. XXIV, 1864, p. 518.)

([6]) Pelseneer, *Recherches sur divers Opisthobranches.* (Loc. cit., 1894, p. 59.)

Le rein des Pulmonés basommatophores a la forme d'un tube allongé replié un petit nombre de fois dans les *Ancylus*, *Gundlachia*, etc. Parfois il possède une anastomose entre les deux branches parallèles de ce tube : *Ancylus fluviatilis* a montré cette disposition chez un exemplaire ([1]).

Dans les *Physa*, comme dans les *Limnaea*, etc , le rein est un tube replié alternativement en avant et en arrière, avec de petites branches transversales régulières et successivement postéro-antérieures et antéro-postérieures. Il est très facile de voir sur des individus très jeunes de *Physa fontinalis* (au travers même de la coquille) la variabilité de forme de l'appareil : assez souvent, des branches transversales manquent, vers le milieu du rein, et il y a ainsi des anses qui n'atteignent pas le bord antérieur ou le bord postérieur (fig. 132). Le même fait peut s'observer dans d'autres Pulmonés aquatiques, nouveau-nés, par exemple dans diverses espèces de *Limnaea* : *L. auricularia*, *L. peregra*, etc. (observations personnelles).

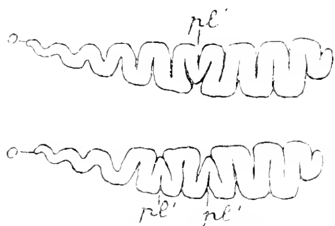


Fig. 132. — *Physa fontinalis* nouveau-nés, reins de deux individus différents, avec plissements irréguliers du tube rénal ; vue dorsale. *o*, orifice extérieur ; *pl'*, plissements irréguliers. — Original.

C. **Lamellibranches.** — Les orifices réno-péricardiques sont en nombre variable dans les divers individus de *Anomia ephippium* ([2]), comme dans *Elysia viridis*.

Lorsque chaque rein est formé d'un tube plusieurs fois replié, il arrive que la situation et les rapports des diverses anses successives en soient variables dans une même espèce : ainsi chez

(1) André, *Contributions à l'anatomie et à la physiologie des* Ancylus lacustris *et* fluviatilis. (Rev. suisse de Zool., t. I, 1893, p. 444.)

(2) Sassi, *Zur Anatomie von* Anomia ephippium. (Arb. Zool. Inst. Wien, Bd XV, 1903, p. 93.)

Cyclas cornea, le parcours du tube rénal n'est pas toujours constant et des différences individuelles se constatent même au travers du manteau (observations personnelles).

Quant aux glandes péricardiques excrétrices, elles présentent fréquemment des variations individuelles de leur longueur, par exemple dans *Meleagrina margaritifera* et dans *Pholas dactylus* (1).

Le péricarde de *Ostrea* a montré, dans un individu, une tumeur très grande, développée aux dépens des tissus recouvrant le rectum et le cœur (2).

D. **Céphalopodes.** — Le nombre des appendices glandulaires de la veine cave varie chez *Octopus macropus*, en oscillant autour de 10 (3).

10. — SYSTÈME REPRODUCTEUR.

A. **Amphineures.** — *a*) Extension de la glande génitale. — Dans certains individus de *Chiton siculus*, l'extrémité postérieure du testicule est recourbée en S vers le dessous et vient, par sa pointe, s'étendre sous la paroi inférieure du péricarde (4).

b) Variabilité de forme des spermatozoïdes. — Un certain nombre de spermatozoïdes de *Chiton squamosus*, par exemple, ont le fouet inséré à l'extrémité pointue de la tête (5) (fig. 133).

---

(1) Grobben, *Die pericardialdrüse der Lamellibranchiaten*. (Arb. Zool. Inst. Wien. Bd VII, 1888, respectivement pp. 389 et 413.)

(2) Ryder, *On a tumor in the Oyster*. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1887, p. 25.)

(3) Vigelius, *Ueber das Excretionssystem der Cephalopoden*. (Niederl. Arch. f. Zool., t. XX, 1880, p. 147.)

(4) Haller, *Die Organisation der Chitonen der Adria*. (Arb. Zool. Inst. Wien. Bd IV, 1882, p. 52.)

(5) Metcalf, *Contributions to the Embryology of Chiton*. (Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ., vol. V, 1893, p. 251, pl. XVI, fig. 34.)

c) Variabilité du nombre des spicules copulateurs dans les Néoméniens. — Par exemple sur *Proneomenia langi*, dont un exemplaire a été rencontré avec 1 paire, un autre avec 8 et 5 (1).



Fig. 133. — *Chiton squamosus*, deux formes de spermatozoïdes : à gauche, forme usuelle ; à droite, forme moins commune (25 %). — D'après Metcalf.

B. **Gastropodes.** — Leur appareil reproducteur varie au plus haut point dans les formes hermaphrodites, où la complexité des conduits et des appareils accessoires est cause de plus nombreuses occasions de variation en dehors des variations dues à l'âge ou à la période physiologique (2). Les variations ont été observées surtout dans les Pulmonés, et plus particulièrement chez les Escargots servant, dans les laboratoires, aux exercices de dissection pour étudiants.

a) Glande génitale proprement dite. — 1. *Absence ou rudimentation.* — L'absence de glande génitale a été indiquée chez certains *Vitrina* (3) (il n'est pas démontré qu'il ne s'agit pas là d'un cas de castration parasitaire dont on connaît divers exemples dans les Mollusques : *Helix*, *Paludina*, *Trochus*,

(1) Nierstrasz, *The Solenogastres of the Siboga Expedition*, 1902, p. 9.

(2) Par exemple, la glande albuminipare qui grandit avec l'âge et qui, à l'époque du rut, est cinq à six fois plus grande : Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, 1855, pp. 192 et 193.)

(3) Furtado, *On a case of complete Abortion of the Reproductive Organs in* Vitrina. (Ann. Mag. Nat. Hist., 5e série, vol. IX, 1882, p. 397.)

Natica, Littorina, Donax, Mactra, Cardium, Tapes, etc.) ([1]). Dans des *Limaea megasoma* élevés depuis plusieurs générations dans le confinement, il a été reconnu que la glande génitale hermaphrodite était complètement atrophiée, et la confirmation en était donnée par le fait que les pontes de ces exemplaires étaient dépourvues de germes ([2]). Enfin il faut rattacher ici le cas d'un *Helix memoralis* adulte présentant encore les organes génitaux à l'état de développement où ils se trouvent chez les très jeunes spécimens ([3]).

2. *Forme et nombre.* — Dans *Entoconcha mirabilis,* l'appareil mâle est composé de 4 à 18 capsules séminales ([4]).

Dans certains groupes de Gastropodes, la glande génitale est subdivisée en lobes réguliers, distincts, dont le nombre est habituellement constant dans chaque espèce, tout en présentant cependant quelque variabilité. Parmi les Nudibranches, *Phylliroe bucephalum* en est un exemple bien net avec 2 ou 3 lobes, exceptionnellement 5 ([5]); *Dirona picta* en possède de 6 à 8 ([6]).

Parmi les Pulmonés stylommatophores, cette disposition est assez fréquente et des variations individuelles y ont été rencontrées également : *Laeocathaica polytyla,* nombre oscillant

---

([1]) Voir quatrième partie : facteurs biologiques, et PELSENEER, *Trématodes parasites de Mollusques marins.* (BULL. SCI. FRANCE ET BELGIQUE, t. XL, 1906, p. 182.)

([2]) WHITFIELD, *Description of* Limnaea (Bulminaea) megasoma *Say, with an account of changes produced in the offspring by unfavorable conditions of life.* (BULL. AMER. MUS. NAT. HIST. NEW YORK, vol. I, 1882, p. 35.)

([3]) PARAVICINI, Helix nemoralis *a guscio adulto ed organi genitali giovani : nota teratologica.* (BOLL. SOC. SCI. PAVIA, vol. XX, 1899, p. 79.)

([4]) J. MUELLER, *Ueber* Synapta digitata *und die Erzeugung von Schnecken in Holothurien.* Berlin, 1852, p. 12.

([5]) MUELLER und GEGENBAUR, *Ueber* Phyllirhoe bucephalum. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd V, 1854, p. 366 [2, rarement 3].) — MAC DONALD, *Observations on the Anatomy of the* Phyllirhoe bucephala (*Péron*). (PROC. ROY. SOC. LONDON, vol. VII, 1855, p. 366 [de 2 à 5].)

([6]) MAC FARLAND, *The Nudibranch family Dironidae.* (ZOOL. JAHRB. [Suppl.], vol. XV, 1912, p. 530.)

autour de 12; *Buliminus buliminus*, autour de 11; *Acusta varda*, 6 ou 7 (¹); chez *Helix aspersa*, la glande a parfois cette conformation en houppe (²); le nombre de ces houppes ou faisceaux d'acini varie aussi en nombre suivant les individus dans diverses espèces de Clausiliens : *Clausilia ventricosa*, de 6 à 9; *C. plicatula*, de 4 à 6; *C. pumila*, de 5 à 7; *C. bidentata*, de 6 à 9; *Balea perversa*, de 5 à 7 (³). Chez *Oncidiella marginata*, leur nombre va de 5 à 7 (⁴).

3. *Nature (hermaphroditisme accidentel)*. — Des individus hermaphrodites se rencontrent occasionnellement chez des espèces à sexes séparés; par exemple dans les Patelliens : *Patella vulgata* (⁵), *Acmaea fragilis* (2 sur 13) (⁶), *Lottia (Scurria) gigantea*; de même dans *Ampullaria polita*, dont un individu femelle avait une glande mâle avec son conduit annexé à l'appareil femelle (⁷); *Conus mediterraneus*, chez lequel 25 °/₀ des mâles ont sporadiquement quelques ovules dans le testicule (⁸).

b) Nombre des chromosomes. — α. *Dans les ovules*. — Il est variable, au moins chez les *Aplysia* (⁹).

---

(1) Wiegmann, *Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien*. (Ann. Mus. Zool. Saint-Pétersbourg, t. V, 1900, respectivement pp. 120, 147 et 64.)

(2) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, 1900, p. 358, fig. 654.)

(3) Steenberg, *Anatomie des Clausilies danoises*, in Mindeskrift for Japetus Steenstrup, 1914, respectivement pp. 28, 29, 33, 35 et 39.

(4) von Wissel, *Beiträge zur Anatomie der Gattung Oncidiella*. (Zool. Jahrb. [Suppl. IV], 1898, p. 625.)

(5) Gemmil, *On some Cases of hermaphroditism in the Limpet*. (Anat. Anz., Bd XII, 1896, p. 392.)

(6) Willcox, *Zur Anatomie von* Acmaea fragilis *Chemnitz*. (Jen. Zeitschr., Bd XXXII, 1895, p. 444.)

(7) Bouvier, *Étude sur l'organisation des Ampullaires*. (Mém. Soc. Philomath. Paris [centenaire], 1888, p. 77.)

(8) Kuschakewitsch, *Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia*. (Arch. f. Zellforsch., Bd X, 1913, p. 237.)

(9) Mazzarelli, *Monographia delle Aplysiidae del golfo di Napoli*. (Mem. Soc. ital. Sci., 3e série, t. IX, nº 4, 1893, p. 132.)

β. *Dans les spermatocytes.* — Ce point a été encore assez peu examiné ; on sait toutefois que, dans *Helix hortensis*, le nombre des chromosomes peut être 22 *ou* 23 (¹).

b') Partie hermaphrodite des conduits. — Le canal hermaphrodite de *Umbrella mediterranea*, au point où il pénètre dans la glande albuminipare, présente un renflement (« talon », Moquin) ; dans un individu, ce talon manquait à la place normale et se trouvait situé à l'extrémité de la région renflée du conduit hermaphrodite, beaucoup plus voisin de la glande génitale (²).

Des individus de *Helix pomatia* ont été rencontrés qui présentaient une jonction du conduit hermaphrodite au conduit de la poche copulatrice (³) ; d'autres exemples de cette même disposition ont été observés dans *Ariophanta raroguttata* (⁴), *Trochomanina percarinata* et *T. ibuensis*, où le col du receptaculum seminis était relié à la prostate par un conduit (⁵).

c) Conduit mâle. — 1. *Absence ou discontinuité.* — Elle a été observée dans un certain nombre de Pulmonés stylommatophores ; c'est ainsi que les espèces suivantes ont montré chacune un individu entièrement dépourvu de la partie mâle des conduits et ne possédant que l'oviducte : *Arion hortensis*, *A. intermedius*,

---

(¹) Baltzer, *Ueber die Chromosomen der* Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca *und der sogenannten einseitige Bastarde* T. hortensis × T. austriaca. (Arch. f. Zellforsch., Bd XI, 1913, p. 154.)

(²) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. I. (Loc. cit., 1885, p. 140.)

(³) Semper, *Ueber Brock's Ansichten über Entwickelung des Mollusken-Genitalsystems.* (Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg, Bd VIII, 1887, p. 220, fig.)

(⁴) Semper, *Reisen im Archipel der Philippinen*, Bd III, *Landmollusken*, 1870, p. 53, pl. III, fig. 17 (« wohl nur abnorm »).

(⁵) Pfeffer, *Beiträge zur Kenntniss des Hermaphroditismus und der Spermatophoren bei Nephropneusten.* (Arch. Naturgesch., 1878, p. 421 [en outre, il n'y avait pas d'orifice mâle extérieur].)

Helix aspersa [1] et *H. pomatia* [2]. La plupart des *H. pomatia* à pénis supplémentaire avaient de ces organes dépourvus de canal déférent [3]. Enfin, un *Vitrina lamarcki* à pénis rudimentaire montrait un canal déférent qui n'était pas continu avec ce dernier [4].

2. Le *vas deferens* entourait le vagin dans un individu de *Vitrina diaphana* [5].

3. Un canal déférent bifurqué, dont les deux branches se rejoignent ensuite, a été observé sur un spécimen de *Gadinia peruviana* [6].

4. *Appareils annexes.* — Les cæcums latéraux constituant de gros culs-de-sac à l'origine du canal déférent de *Ancylus fluviatilis*, sont en nombre variable : de 2 à 4 [7].

d) Pénis. — 1. *Absence ou rudimentation.* — Le manque de pénis s'observe le plus souvent parmi les Limaciens, par

---

(1) Collinge, *Absence of the male reproductive organs in two hermaphrodite Mollusca.* (Journ. of Anat. and Physiol., vol. XXVI, 1893, pp. 237 et 238.)

(2) Blanc, *Deux anomalies de l'appareil hermaphrodite de l'Escargot.* (Verh. Schw. Nat. Ges., 94e versamml., 1912, p. 290.)

(3) Pégot, *Observations sur la présence d'un triple appareil copulateur chez un* Helix pomatia. (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LII, 1900, p. 294 [un des trois pénis].) — Ashworth, *A specimen of* Helix pomatia *with Paired Male Organs.* (Proc. Roy. Soc. Edinburgh, vol. XXVII, 1907 [un des deux pénis].)

(4) Simroth, *Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna in ihren Verhältnisse zu denen der palaearctischen Region.* (Nova Acta, Bd LVI, 1891.)

(5) Eckhardt, *Beiträge zur Kenntniss einheimischer Vitrinen.* (Jen. Zeitschr., Bd LI, 1914, p. 352.)

(6) Schumann, *Ueber die Anatomie und die systematische Stellung von* Gadinia peruviana *Sowerby und* Gadinia garnoti *Payraudeau.* (Zool. Jahrb., Suppl. XIII, 1911, p. 47.)

(7) De Lacaze-Duthiers, *Des organes de la reproduction de l'*Ancylus fluviatilis. (Arch. Zool. expér., 3e série, t. VI, 1899, pp. 48 et 49.)

exemple chez *Limax brasiliensis* (¹); mais le cas a encore été rencontré dans d'autres groupes : *Clio striata*, certains des plus grands spécimens (²); *Cymbuliopsis (Corolla) calceola*, de nombreux spécimens (³); *Physa fontinalis* dont les organes reproducteurs étaient complets pour le reste (il ne manquait que l'appareil copulateur exsertile : c'était la partie renflée du canal déférent qui venait déboucher directement à l'orifice mâle) (fig. 134); *Pupa muscorum*, individu adulte, avec plusieurs jeunes dans l'oviducte, mais dont l'appareil mâle se montrait « tellement réduit que l'animal ne pouvait probablement fonctionner que comme femelle » (⁴); *Plutonia atlantica* (⁵).

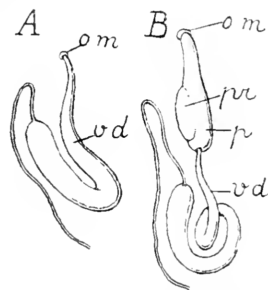


Fig. 134. — *Physa fontinalis*, extrémité terminale de la partie mâle du conduit génital : A, chez un individu anormal, sans pénis; B, chez un individu normal; *o. m*, orifice mâle; *p*, pénis; *pr*, prostate; *v. d*, vas deferens. — Original.

Le pénis manquait naturellement aussi dans les formes dépourvues de toute la partie mâle des organes hermaphrodites : individus ci-dessus de *Helix aspersa*, *H. pomatia*, *Arion hortensis*, *A. intermedius*.

Enfin divers Gastropodes adultes ont été rencontrés avec un pénis très rudimenté, comme l'individu de *Vitrina lamarcki* cité plus haut et certains spécimens de *Paludina* (⁶), de *Littorina*

(¹) von Jhering, *Zur Kenntniss der amerikanischen Limax-Arten*. (Jahrb. deutsch. Malakoz. Gesellsch., Bd XII, 1885, p. 207.) — Il se peut que dans d'autres *Limax* trouvés sans pénis, c'était parce que cet organe n'était pas encore développé, certaines formes — comme *Agriolimax laevis* — étant protérogynes.

(²) Pelseneer, *Trématodes parasites de Mollusques marins*. (Bull. Sci. France et Belgique, t. XL, 1906, respectivement p. 166 [castration par *Cercaria emasculans*], et p. 167 [castration par *Cercaria obtusicaudata*].)

(³) Peck, *On the Anatomy and Histology of* Cymbuliopis calceola. (Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ., vol. IV, 1890, p. 15.)

(⁴) Wiegmann, *Bemerkungen zur Anatomie der Clausilien*. (Jahrb. deutsch. Malakoz. Gesellsch., Bd V, 1878, p. 159.)

(⁵) Simroth, *Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna*. (Loc. cit., p. 228.)

(⁶) Barrois, *Fragments biologiques*. (Zool. Anz., Bd XI, 1888 [castration parasitaire par *Distomum militare*].)

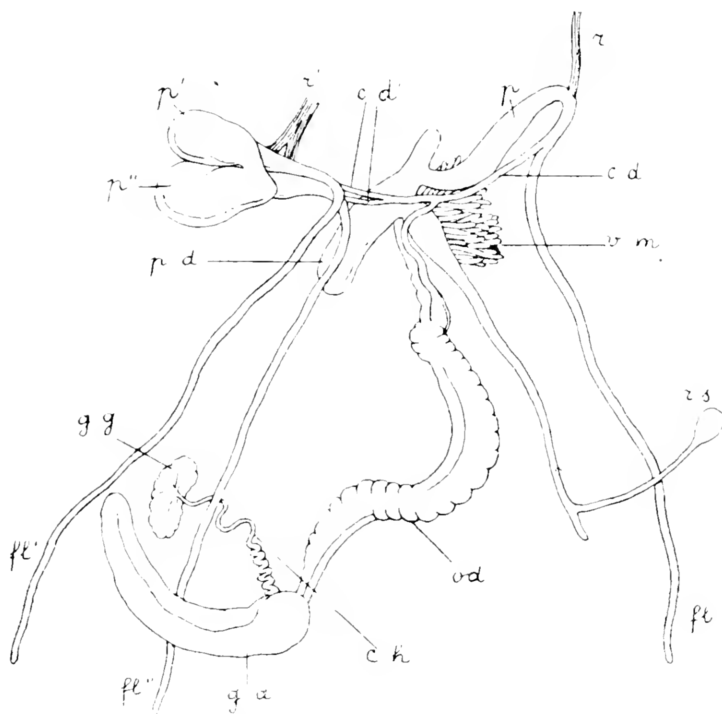


Fig. 135. — *Helix pomatia*, organes génitaux d'un individu pourvu de trois pénis : vue dorsale. *c. d*, *c'. d'*, canal déférent ; *c. h.* conduit hermaphrodite ; *fl*, *fl'*, *fl''*, flagellum ; *g. a.* glande albuminipare ; *g. g*, glande hermaphrodite ; *od*, oviducte ; *p*, *p'*, *p''*, les trois pénis ; *p. d.* poche du dard ; *r*, *r'*, rétracteur du pénis ; *r. s.* receptaculum seminis ; *v. m.* vésicules multifides. — D'après Paravicini.

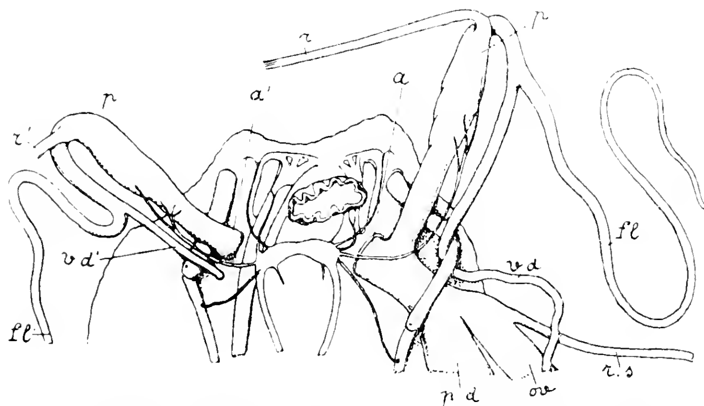


Fig. 136. — *Helix pomatia*, partie antérieure du corps d'un individu avec deux pénis symétriques, vu dorsalement. *a*, *a'*, atrium ; *fl*, *fl'*, flagellum ; *ov*, oviducte ; *p*, *p'*, pénis ; *p. d*, poche du dard ; *r*, *r'*, rétracteur du pénis ; *r. s*, receptaculum seminis ; *v. d*, *v. d'*, vas deferens. — D'après Ashworth.

rudis et de *Natica alderi* ([1]), ces derniers étant des mâles châtrés par des Trématodes parasites (fig. 273).

2. *Pénis supplémentaires.* — Plusieurs cas ont été rencontrés, soit chez un individu femelle d'espèce à sexes séparés, soit chez des spécimens de formes hermaphrodites.

Le seul cas connu de femelle pourvue d'un pénis — c'est-à-dire cas d'hermaphroditisme extérieur — est celui de *Pterotrachaea sp.* (peut-être variété de *P. coronata* entièrement femelle) qui était pourvue d'un organe copulateur mâle, mais non d'une gouttière séminale ([2]).

Les Gastropodes hermaphrodites à pénis supplémentaires sont quatre individus de *Helix* et un de *Halopsyche*, deux des quatre premiers étant des exemples de pénis triple.

Les *Helix pomatia* à trois pénis avaient des organes situés tous du même côté et aboutissant à un seul orifice extérieur; dans l'un, les trois pénis étaient reliés au canal déférent (fig. 135); dans l'autre, le pénis normal seul n'avait pas de canal déférent ([3]).

Les deux *Helix* à deux pénis avaient chacun deux orifices péniaux; mais dans l'un (*H. aspersa*) ils étaient voisins et du même côté, tandis que dans l'autre (*H. pomatia*), les deux organes étaient symétriques, pourvus de rétracteurs et de flagellum, mais le droit seul était relié à la glande génitale ([4]) (fig. 136).

([1]) Pelseneer, *Recherches sur divers Opisthobranches.* (Mém. cour. Acad. Sci. Belg., t. LIII, 1893, p. 24, note 2.)

([2]) Gegenbaur, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*, p. 175, note 1 (un individu). — Paneth, *Beiträge zur Histologie der Pteropoden und Heteropoden.* (Arch. f. mikr. Anat., Bd XXIV, 1888, p. 233 [*P. coronata*, trois individus].)

([3]) Paravicini, *Organi genitali anomali nell'* Helix pomatia. (Boll. sci. [Pavia], anno XX, 1898, p. 5.) — Pégot, *Observations sur la présence d'un triple appareil copulateur chez un* Helix pomatia. (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LII, 1900, p. 294.)

([4]) Respectivement Quintaret, *Une anomalie de l'appareil génital hermaphrodite de l'*Helix aspersa. (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LXX, 1911, p. 555.) — Ashworth, *A Specimen of* Helix pomatia *with Paired Male Organs.* (Proc. Roy. Soc. Edinburgh, vol. XXVII, 1907, p. 314.)

Le spécimen de *Halopsyche gaudichaudi* à deux pénis les avait placés comme ceux de ce dernier *Helix*, c'est-à-dire symétriques (fig. 137), et le gauche également sans relation avec le reste de l'appareil génital [1].

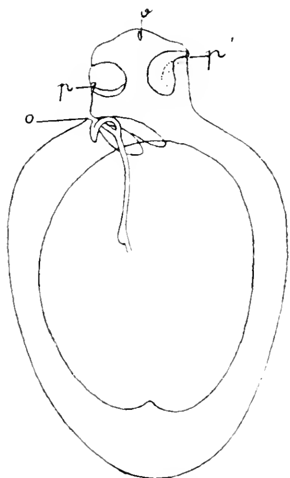


Fig. 137. — *Halopsyche gaudichaudi*, individu à deux pénis symétriques, vu ventralement. *b*. bouche : *o*. orifice femelle ; *p*. pénis droit ; *p'*. pénis gauche. — D'après Meisenheimer.

Quant aux prétendus « pénis supplémentaires » des *Buliminus* (*B. detritus*, *B. reinianus* et *B. obscurus*) [2], ce sont des conformations constantes, toujours dépourvues d'ouverture propre et qui paraissent n'être qu'un sac du dard sans dard.

3. *Variation de forme du pénis.* — La forme exterieure du pénis peut varier dans les Streptoneures ; ainsi, chez *Strombus lentiginosus*, où l'extrémité est bifurquée, une forme différente de la normale a été observée et représentée [3] ; elle varie encore dans diverses espèces de *Atlanta*, comme par exemple chez *A. lesueuri*, où son appendice peut être trilobé ou non [4]. De même, parmi les Opisthobranches, *Cavolinia (Hyalaea) tridentata* a montré dans un exemplaire une disposition du pénis, inverse de la

---

[1] Meisenheimer, *Pteropoda*. (Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Expedit., Bd IX, 1905, p. 291, fig. 32.)

[2] Rouzaud, *Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes Pulmonés*. Montpellier, 1885, p. 59, pl. VIII, fig. 7 (*B. detritus*, où la disposition est considérée par l'auteur comme une « anomalie fixée »). — Jacobi, *Japanische beschalte Pulmonaten*. (Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, vol. XII, 1898, p. 80, pl. VI, fig. 115 [*B. reinianus*].)

[3] Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe. Mollusques*, pl. L, fig. 5.

[4] Souleyet, *Zoologie du voyage de la Bonite*, t. II, pl. XX, fig. 1 et 9.

normale : c'est-à-dire que cet organe était replié à droite au lieu de l'être à gauche (1).

Mais c'est surtout dans les Pulmonés stylommatophores que l'on a observé de fréquentes variations de la forme du pénis : par exemple chez *Agriolimax sardus*, il n'en a pas été représenté moins de quatre formes différentes (2) ; *A. laevis* a montré de multiples et fréquentes variations de forme de cet organe, notamment un pénis présentant un rétrécissement en son milieu (3) ; dans un *Amalia marginata*, le pénis était enroulé en vis et terminé en sphère (4) ; un individu de *Plectotropis submissa* avait la partie profonde du pénis non pas simplement renflée, mais divisée en deux saillies distinctes (5).

Dans un *Urocyclus ehlersi*, le pénis était clos à sa partie inférieure et sans communication avec le vestibule (6).

3bis. *Variations dans les dimensions du pénis.* — Elles se rencontrent parfois et ont été signalées notamment dans *Hyalinia helvetica*, où s'observent des différences dans la longueur : les exemplaires de Bicknor ont cet organe manifestement plus long (7). La longueur du flagellum est très variable dans *Helix nemoralis* et *H. hortensis* (8).

---

(1) Van Beneden, *Mémoire sur l'anatomie des genres Hyale, Cléodore et Cuviérie.* (Mém. Acad. Belg., t. XII, 1839, p. 46.)

(2) Simroth, *Ueber die Genitalentwicklung der Pulmonaten und die Fortpflanzung des* Agriolimax. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd XLV, 1887, p. 652, pl. XXXIV, fig. 5 à 8.)

(3) Babor, *Dodatky K. Znamostem O Ceskych Slimacich.* (Westnik Kr. Ceck. Spolecnosti Nauk. 1894, pp. 18 et 19.)

(4) Babor, *loc. cit.*, p. 16, pl. XVII, fig. 1.

(5) Wiegmann, *Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien.* (Ann. Mus. Zool. Saint-Pétersbourg, vol. V, 1900, pl. I, fig. 36, et pl. II, fig. 38.)

(6) Simroth, *Ueber zwei seltene Missbildungen an Nacktschnecken.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXXXII, 1905, p. 499.)

(7) Boycott, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1915, pp. 302 et 303, fig.

(8) Kleiner, *Zeitschr. indukt. Abstammungslehre*, Bd IX, 1913, p. 299.

4. *Variations dans les glandes annexes du pénis.* — Les glandes prostatiques de *Philine aperta* sont généralement insérées sur toute la longueur du tube formé par la gaine péniale; une fois elles étaient toutes insérées au même point [1] (fig. 138).

Des cas de variation analogues ont été rencontrés parmi les Pulmonés : un exemplaire d'*Agriolimax agrestis* avait la glande annexe du pénis lobée, au lieu que les autres l'ont simple [2];

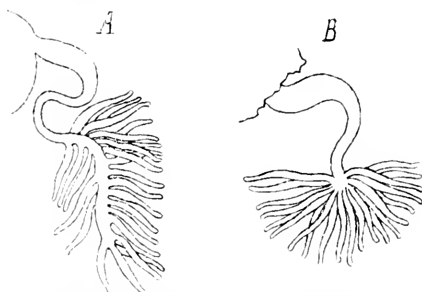


Fig. 138. — *Philine aperta*, gaine du pénis : A, d'un individu normal, avec les glandes prostatiques réparties sur toute la longueur de la gaine; B, d'un individu anormal, avec toutes les glandes réunies en faisceau et débouchant en un même point. — D'après Vayssière.

les glandes du pénis des *Vaginula* sont en nombre inconstant dans presque toutes les espèces : *V. grayi*, 35 au maximum [3]; *V. grisea*, 10 à 12 [4]; *V. occidentalis*, 15 à 19 de différentes longueurs et une fois 2 bifurquées vers l'extrémité libre [5].

Dans le sac accessoire du dard de *Eulota sphinctostoma*, il y a des réservoirs pour la sécrétion des vésicules multifides, formés par 8 à 10 plis intérieurs [6].

---

(1) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille*, part. II. (Loc. cit., 1887, p. 37.)

(2) Babor, *loc. cit.*, p. 18.

(3) Keller, *Die Anatomie von* Vaginula gayi *Fischer*. (Zool. Jahrb., Suppl. V, 1902, p. 630.)

(4) Simroth, *Ostafrikanische Nacktschnecken*. (Rev. suisse de Zool., vol. XX, 1912, p. 52.)

(5) Observations personnelles.

(6) Jacobi, *Japanische beschalte Pulmonaten*. Loc. cit., p. 36.)

Planorbis vortex, *P. rotundatus*, *P. contortus* montrent tous une variabilité du nombre de follicules des glandes prostatiques : 20 à 30 chez le dernier ([1]).

5. *Rétracteurs du pénis*. — Sur le fond du pénis de *Aplysia depilans* (ou *leporina*) s'insèrent tantôt une, tantôt deux fortes bandes musculaires rétractrices ([2]). La variabilité des rétracteurs et protracteurs péniaux est particulièrement grande dans les

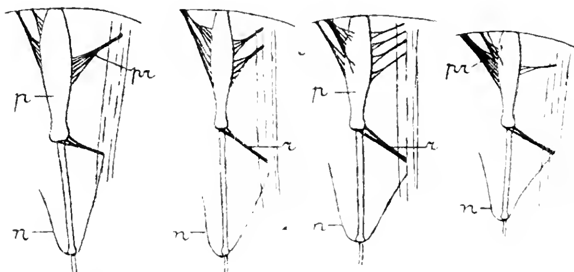


Fig. 139. — *Limnaea auricularia*, pénis de quatre individus, montrant la variabilité des muscles rétracteurs et protracteurs. *n*, nerf; *p*, pénis ; *pr*, protracteur du pénis; *r*, rétracteur du pénis. — D'après Roszkowski.

Limnaea : *L. stagnalis*, où le nombre des protracteurs oscille autour de 7 ([3]) ; *L. auricularia*, où la variabilité des rétracteurs et protracteurs est plus grande encore ([4]) (fig. 139), ainsi que *L. ovata* ([5]) : faisceaux simples, bifurqués, multiples, etc. ; des variations analogues sont connues chez des espèces asiatiques (*L. okinawensis*) ([6]) et américaines ([7]).

([1]) Büchner, *Beiträge zur Kenntniss des Baues der einheimischen Planorbiden*. Stuttgart, 1890, p. 31.

([2]) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. I. (Loc. cit., 1885, p. 159.)

([3]) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I. p. 179.

([4]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, p. 179 (4 ou 5 protracteurs). — Roszkowski, *Note sur l'appareil génital de* Limnaea auricularia *L. et* Limnaea ovata *Drap*. (Zool. Anz., Bd XLIV, 1914, p. 177, fig. 8*a-d* [écarts encore plus grands].)

([5]) Roszkowski, *loc. cit.*, p. 178, fig. 9*a* à *e*.

([6]) Jacobi, *loc. cit.*, pp. 86 et 87.

([7]) Baker, *The Lymnaeidae of North and Middle America recent and fossil*. Chicago, 1911.

Le muscle retracteur du pénis d'un *Helix pomatia* était bifurqué du côté de son origine : à côté de son origine normale sur la face inférieure du diaphragme, il y avait une branche prenant origine sur le côté droit de l'œsophage (1).

Le rétracteur peut aussi faire parfois défaut, comme dans *Agriolimax laevis* (2).

6. *Crochets et épines sur le pénis.* — Là où ils sont présents, leur nombre est le plus souvent inconstant. Exemples : parmi les Opisthobranches, *Doriopsis jousseaumei*, où le pénis en porte de 25 à 30 rangées longitudinales (3) ; et parmi les Pulmonés, *Peronina alta*, dont le pénis présente de 13 à 15 dents chondroïdes (4).

7. *Appendices du pénis.* — Le pénis de *Littorinida gaudichaudi* porte 5 ou 6 appendices digités (5) ; quelques individus de *Cymbulia peroni* ont à la partie postérieure (dans l'invagination) de cet organe, des appendices dont la forme diffère (6) et qui peuvent être au nombre de 5 ou 6 (7).

e) VARIATION DANS LES CONDUITS FEMELLES. — 1. *Absence ou réduction* (plus rare que pour la partie mâle des organes hermaphrodites). — L'oviducte était presque entièrement atrophié

---

(1) BIÉTRIX, *Observation sur un cas de monstruosité de l'appareil génital chez l'Helix pomatia.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 7e série, t. I, 1886, p. 106, fig. 2, pl V.)

(2) SIMROTH, *Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europaeischen Verwandten.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd XLII, 1885, pl. IX, fig. 21.)

(3) VAYSSIÈRE. *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranches de la mer Rouge et du golfe d'Aden.* (ANN. FACULTÉ SCI. MARSEILLE, t. XX [Suppl.], 1912, p. 80.)

(4) PLATE, *Studien über Opisthopneumone Lungenschnecken.* II. *Die Oncidiiden.* (ZOOL. JAHRB. [ANAT. UND ONTOG.], Bd VII, 1893, p. 212.)

(5) SOULEYET, *Zoologie du voyage de la Bonite*, t. II, 1852, pp. 563 et 564

(6) SOULEYET, *loc. cit.*, p. 237, pl. XV bis, fig. 37.

(7) GEGENBAUR, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*, 1855, p. 51.

dans un *Helix pomatia* (1) ; le conduit femelle est partiellement réduit dans les plus grands *Agriolimax laevis* fonctionnant comme mâles (2) (réduction de la glande albuminipare et disparition du receptaculum seminis) ; de même l'absence de la glande albuminipare a été constatée deux fois chez *Limax maximus* (3).

2. *Discontinuité.* — Un *Helix pomatia* a été rencontré dans lequel manquait la partie moyenne des conduits femelles (4) ; un autre avait ces mêmes organes formés de trois parties discontinues (glande hermaphrodite et glande albuminipare, glande muqueuse et sac du dard, canal déférent et pénis), et manquait en outre de receptaculum (5) ; un troisième, ayant l'orifice génital fermé, présentait le canal déférent terminé en cæcum, et le sac du dard triple (6) ; un dernier montrait ses organes reproducteurs divisés en deux parties : pénis avec ses annexes, et, d'autre part, glande et conduit hermaphrodites avec la glande albuminipare (receptaculum absent) (7).

Un dédoublement local du conduit femelle a été constaté dans un *H. pomatia* (8).

---

(1) SCHUBERTH, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Genitalapparates von* Helix *mit besonderer Berücksichtigung der Systematik.* (ARCH. NATURGESCH., Bd LVIII, 1892, p. 50.)

(2) BABOR, *Ueber den Cyclus der Geschlechtsentwicklung der Stylommatophoren.* (VERH. DEUTSCH. ZOOL. GESELLSCH., 1894, p. 56.)

(3) LAWSON, *On the General Anatomy, Histology, and Physiology of* Limax maximus *(Moquin-Tandon).* (QUART. JOURN. MICR. SCI., vol. III, 1862, p. 32.)

(4) BLANC, *Deux anomalies de l'appareil hermaphrodite de l'Escargot.* (LOC. CIT., 1912, pp. 290 et 291.)

(5) BIÉTRIX, *Observation sur un cas de monstruosité de l'appareil génital chez l'*Helix pomatia. (LOC. CIT., 1886.)

(6) MANGENOT, *Un cas d'atrésie de l'orifice génital externe chez un* Helix pomatia. (BULL. SOC. ZOOL. FRANCE, t. VIII, 1883, pp. 130 et 131 [figure].)

(7) HOFMANN, *Beiträge zur Teratologie der Schnecken.* (ZOOL. ANZ., Bd XXXIX, 1912, p. 250 [figure].)

(8) POLUSZYNSKI, *Ueber einige Abnormitäten im Bau der Geschlechtsausführungsgang bei* Helix pomatia. (BULL. ACAD. CRACOVIE, 1910, p. 19.)

3. *Variation de la région du receptaculum.* — *Helix pomatia* possède parfois un appendice (diverticule ou « branche copulatrice ») au receptaculum seminis, — comme beaucoup d'autres Stylommatophores l'ont normalement, — et cet appendice peut alors y être plus ou moins long [1]. Il a été reconnu notamment que 25 °/₀ des *H. pomatia* de grande taille possèdent ce diverticulum aux environs de Paris, 50 °/₀ en Roumanie et presque tous dans le Banat, et que les jeunes l'ont, à peu près tous, de longueur différente (maximum : 1 centimètre) [2].

De même, un *H. nemoralis* a montré un diverticule du receptaculum seminis de longueur extraordinaire, accolé à l'utérus [3].

Un receptaculum seminis supplémentaire a été observé deux fois chez *H. pomatia*, inséré notamment sur le conduit de la poche normale [4].

Une forme anormale de receptaculum seminis a été rencontrée dans un *Arion circumscriptus* [5].

Quant à la longueur du pédoncule du receptaculum seminis, elle est souvent variable au sein d'une même espèce : dans *Helix pomatia*, elle a été trouvée une fois inférieure à celle du spermiducte [6]; elle varie souvent dans *H. nemoralis*, tandis

---

(1) Biétrix, *Observation sur un cas de monstruosité de l'appareil génital chez l'*Helix pomatia. (Loc. cit., 1886, p. 95.) — Semper, *Reisen im Archipel der Philippinen.* Bd III. *Landmollusken,* p. 247 [3 individus].) — Schuberth, *Beitrage zur vergleichenden Anatomie des Genitalapparates von* Helix. (Loc. cit., p. 50 [sur 5 individus de Kremsmünster, 3 étaient dans ce cas].)

(2) Popovici, *Sur l'appareil séminal des* Helix. (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CXLIII. 1906, p. 71.)

(3) Jacobi, *Japanische beschalte Pulmonaten.* (Loc. cit., 1898, p. 73.)

(4) Biétrix, *loc. cit.*, 1886, p. 95. — Poluszynski, *Ueber einige Abnormitäten im Bau der Geschlechtsausführungsgang bei* Helix pomatia. (Loc. cit., 1910, p. 19.)

(5) Collinge, *On the Absence of the male reproductive organs in two hermaphrodite Mollusca.* (Loc. cit., p. 238.)

(6) Poluszynski, *loc. cit.,* p. 19.

qu'elle varie peu chez *H. hortensis* (1). Dans *Ancylus fluviatilis*, elle est également inconstante (2). Sa largeur a été trouvée égale à celle du receptaculum lui-même, dans un individu sur quatre, de *Bulimus sinistrorsus* (3).

Enfin, chez *Nerita plicata*, le receptaculum seminis est tantôt un simple tube à diamètre constant, tantôt une poche bulbeuse à pédicule étroit (4).

4. *Glandes annexes.* — La couleur de la glande albuminipare peut varier dans diverses espèces : le plus souvent blanche, elle est quelquefois jaune-brun dans *Helix pomatia* et *H. hortensis* (5) ; au lieu d'être vert pomme (couleur normale) dans *Zonites candidissimus*, elle y a été observée une fois d'une couleur gris fauve (6).

Dans la poche du dard de *Helix pomatia*, le dard peut être de grandeur très variable (7), ainsi que dans *H. nemoralis* (tandis qu'il l'est peu chez *H. hortensis* (8). Quant à la poche elle-même, elle était triple dans *H. pomatia* à conduits multiples cités plus haut.

Mais c'est surtout dans les glandes muqueuses digitiformes

---

(1) Kleiner, *Untersuchungen am Genitalapparat von* Helix nemoralis, hortensis *und einer weiteren Reihe von Lang gezüchteter Bastarde der beiden Arten*. (Zeitschr. indukt. Abstammungslehre, Bd IX, 1913, p. 231.)

(2) De Lacaze-Duthiers, *Des organes de la reproduction de l'*Ancylus fluviatilis. (Loc. cit., p. 79.)

(3) Moss and Webb, *On the Anatomy of* Bulimus sinistrorsus *Deshayes*. (Journ. of Malacol., vol. VI, 1897, p. 2, pl. I, fig. 2*a*.)

(4) Bourne, *Contributions to the Morphology of the Group Neritacea of Aspidobranch Gastropods*. Part I. *The Neritidae*. (Proc. Zool. Soc. London, 1908, p. 871. 1909.)

(5) Cavalié, *Sur la sécrétion de la glande albuminipare chez l'Escargot* (Helix pomatia *et* Helix hortensis). (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LIV, 1902, p. 880.)

(6) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 192.

(7) Schuberth, *loc. cit.*, p. 49.

(8) Kleiner, *loc. cit.*, p. 240.

ou vésicules multifides que la variabilité atteint son point culminant : il n'est pas une seule espèce, indigène ou exotique, où leur forme et leur nombre aient été trouvés constants ; en outre, leurs deux groupes sont très souvent asymétriques.

Dans *H. pomatia,* leur nombre varie de 30 à 50 de chaque côté (1) ; il arrive parfois que plusieurs de ces petits appareils y

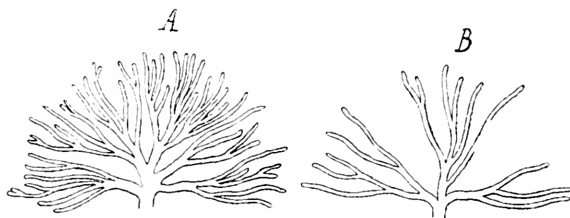


Fig. 140. — *Helix aspersa,* glandes muqueuses ou vésicules multifides : A, disposition avec nombre maximum ; B, disposition avec nombre minimum. — D'après Taylor.

soient coalescents (2). Chez *H. aspersa,* le nombre en oscille autour de 25, allant de 14 à 46 (3) (fig. 140).

H. nemoralis possède, de chaque côté, 2 à 6 branches variant de longueur (4) ; *H. hortensis,* de 5 à 8 de chaque côté (5) ; *H. ericetorum,* de chaque côté 4 à 10, simples ou bifides (6) ; *H. caperata,* de 7 à 11 en tout (7) ; *H. fruticum,* un nombre

---

(1) Baudelot, *Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. XIX, 1863, p. 179.)

(2) Biétrix, *loc. cit.,* p. 95, fig. 1.

(3) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles,* t. 1, p. 152, fig. 326 et 327.

(4) Newton, *On the Anatomical Differences observed in some species of Helices and Limaces.* (Trans. Micr. Soc., vol. XVI, 1868, p. 28 [2 ou 3 de chaque côté], pl. V, fig. 8 [3 d'un coté, 5 de l'autre].) — Moquin-Tandon, *loc. cit.,* t. II, p. 164 (3 ou 4 branches de chaque côté). — Kleiner, *loc. cit.,* p. 232 (de 2 à 6 d'un côté).

(5) Moquin-Tandon, *loc. cit.,* p. 169. — D'après Kleiner, *loc. cit.,* p. 232 (il y en aurait de 2 à 6 !).

(6) Moquin-Tandon, *loc. cit.,* p. 206.

(7) Boycott and Jackson, *Observations on the Anatomy of Helicella « heripensis Mabille ».* (Journ. of Conch., vol. XIV, 1914, p. 166.)

variable suivant la région : 1 paire en Italie, 2 paires à Inspruck, 3 paires dans le Nord de l'Europe (1); et 2 paires de lobes irréguliers en France (2); enfin, dans une quinzaine d'autres espèces françaises, la longueur, le nombre et la furcation en varient constamment (3); cette grande variation de leur longueur est bien marquée chez *H. nemoralis* et *H. hortensis* (4).

f) FERMETURE DE L'ORIFICE GÉNITAL. — Cette anomalie a été constatée chez *Helix pomatia* pour l'orifice hermaphrodite (5), et pour l'orifice mâle dans un *Urocyclus ehlersi* (6) et dans *Trochonanina percarinata* et *T. ibuensis* (7).

g) DÉPLACEMENT DE L'ORIFICE FEMELLE. — Dans un *Vaginula natalensis*, l'orifice génital femelle était situé bien plus en arrière que normalement (8).

C. **Lamellibranches.** — *a*) GLANDE GÉNITALE. — Dans diverses subdivisions du groupe, il a été rencontré des cas individuels d'hermaphroditisme chez des formes normalement dioïques; ainsi, un exemplaire de *Modiola modiolus* a été reconnu hermaphrodite (9); dans les Unionides, qui possèdent

---

(1) SEMPER, *Reisen im Archipel der Philippinen*, t. III *Landmollusken*, p. 230.

(2) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. II, p. 199.

(3) *Ibid.*, t. II, pp 149 à 271.

(4) KLEINER, *loc. cit.*, p. 234.

(5) MANGENOT, *Un cas d'atrésie de l'orifice génital externe chez un* Helix pomatia. (BULL. SOC. ZOOL. FRANCE, t. VIII, 1883, p. 130.)

(6) SIMROTH, *Ueber zwei seltene Missbildungen an Schnecken*. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXXXII, 1905, p. 499 [pénis n'ouvrant pas dans le vestibule].)

(7) PFEFFER, *Beiträge zur Kenntniss des Hermaphroditismus und der Spermatophoren bei Nephropneusetn*. (ARCH. F. NATURGESCH., 1878, p 421.)

(8) SIMROTH, *Ueber dan* Vaginulidengenus Atopos *n. g.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LII, 1891, p. 612.)

(9) MAC INTOSH, *Notes from the St. Andrews marine Laboratory, n° 14*. (ANN. MAG. NAT. HIST, 6e série, vol. XIV, 1894, p. 196.)

aussi les sexes séparés, on trouve cependant assez fréquemment des glandes génitales produisant deux sortes d'éléments, le nombre d'individus ainsi hermaphrodites pouvant atteindre 1 °/₀ : il y a parfois dans la glande mâle ou femelle de *Unio margaritifer* des ilots du sexe opposé (1). *Pecten glaber*, hermaphrodite à glandes mâles et femelles séparées, a offert des individus avec des ilots femelles dans la glande mâle (fig. 141) (2), et même un individu complètement unisexué, entièrement mâle, un autre, femelle, avec de petits lobes mâles (3).

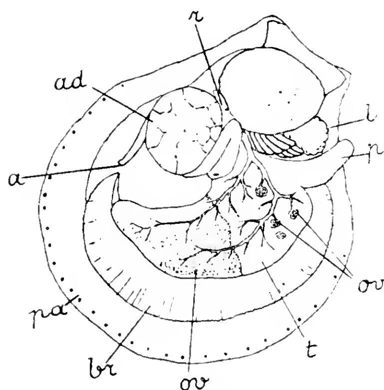


Fig. 141. — *Pecten glaber*, montrant des îlots femelles dans la partie mâle de la glande génitale, vu du côté droit. *a*, anus; *ad*, adducteur; *br*, branchie; *l*, lèvres; *ov*, ovaire; *ov'*, ilots femelles; *p*, pied; *pa*, manteau; *r*, rein; *t*, testicule. — D'après Lacaze-Duthiers.

Ostrea virginiana, normalement unisexué, s'est montré une fois hermaphrodite, dans tous les acini de sa glande génitale (4). Enfin, chez *Modiolarca trapezina*, normalement unisexué, un individu avait une glande génitale hermaphrodite dans tous ses acini (5).

---

(1) Schierholz. *Ueber Entwickelung der Unioniden*. (Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien [Math.-Naturw. Classe], Bd LV, 1889, p. 7.)

(2) Humbert. *Note sur la structure des organes générateurs chez quelques espèces du genre* Pecten. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 3e série, t. XX, 1853, p. 333.) — Lacaze-Duthiers. *Recherches sur les organes génitaux des Acéphales Lamellibranches*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. II, 1854, p. 210, pl. VIII, fig. 4.)

(3) Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 227.

(4) Kellog, *A Contribution to our Knowledge of the Morphology of Lamellibranchia*. (Bull. U. S. Fish Comm., vol. X, 1890, p. 405, pl. LXXXIX, fig. 72.

(5) Bispinghoff, *Ueber die Anatomie von* Modiolarca trapezina, *nebst Bemerkungen zu ihre Entwicklungsgeschichte* (Jen. Zeitschr., Bd LIII, 1914, p. 380.)

b) Variation de forme des spermatozoïdes. — Plusieurs espèces de Lamellibranches ont présenté une double forme de spermatozoïdes, tous eupyrènes ; par exemple, *Venus mercenaria* et *Pecten irradians* (1) (fig. 142).

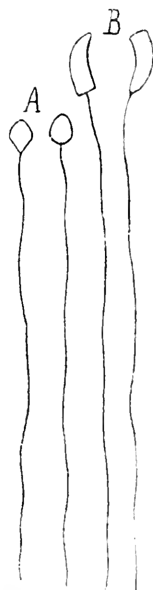


Fig. 142. — Formes différentes de spermatozoïdes dans un même Lamellibranche : A, *Venus mercenaria* ; B, *Pecten irradians*. — D'après Kellog.

c) Variation dans les poches incubatrices branchiales et leurs embryons. — Dans *Cyclas cornea*, le nombre de poches dans la lame branchiale interne oscille autour de 3 ordinairement et va parfois jusqu'à 10, mais plusieurs d'entre elles peuvent se fusionner (2) ; le nombre d'embryons par poche varie de 1 à 8 (3).

Des variations analogues ont été observées chez les Unionides : *Unio pictorum* montre dans sa lame branchiale incubatrice (externe), un nombre d'œufs variable dans chaque rangée ou lame ovigère et, en outre, un nombre de ces rangées pouvant aller de 20 à 70 et pouvant même, dans certains cas, être bifides à leur extrémité (4).

---

(1) Kellog, *loc. cit.*, pl. LXXXIX, fig. 67, *a*, *b* et *e*, *f*.

(2) Leydig, *Ueber* Cyclas cornea. (Arch. f. Anat. und Phys., 1855, p. 60 [ordinairement 3].) — Stepanoff, *Ueber die Geschlechtsorgane und die Entwickelung von* Cyclas. (Arch. f. Naturgesch., 1865, p. 12 [jusqu'à 10, plusieurs pouvant se fusionner].) — Schereschewsky, *Struktur und Bildung der Bruttaschen bei* Cyclas cornea *L.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd XCVIII, 1911, p. 679 [pas plus de 3].)

(3) *Ibid.*, mêmes pages.

(4) Bouchard-Chantereaux, *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans le département du Pas-de-Calais*. (Mém. Soc. Agric Sci. et Arts Boulogne-sur-Mer, 1836, p. 226, 1837 [60 à 70 lames].) — Rabl, *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel*. (Jen. Zeitschr., Bd X, 1876, p. 310 [20 à 50].)

D. **Céphalopodes.** — Le vas deferens fonctionnel a été observé exceptionnellement à gauche chez *Nautilus pompilius*, le vas deferens rudimentaire (« pyriform appendage ») y étant par contre à droite, ce qui constituait un cas de situs inversus viscerum (1). (Pour les variations dans l'hectocotylisation, voir page 140.)

E. **Variation dans l'accouplement.** — Outre les accouplements observés entre individus d'espèces différentes (accouplements dits « adultérins »), par exemple dans des *Littorina*, des Strepomatidae et des Pulmonés variés (voir Ve partie : Hérédité d'hybridation), on a observé encore des accouplements entre individus de même sexe (mâle), appartenant à la même espèce : *Littorina rudis* (2), *L. obtusata* (3), *L. littorea* (4), *Nassa obsoleta* (5).

Dans les Pulmonés basommatophores comme les Limnéens, l'accouplement est unilatéral et non réciproque (comme dans les Stylommatophores) ; chacun des deux individus accouplés peut cependant s'unir à un troisième, et il se forme parfois ainsi des « chaînes » dont tous les individus — sauf les deux extrêmes — fonctionnent à la fois comme mâle et femelle, avec deux congénères différents ; la même constatation a été faite depuis longtemps chez les *Aplysia*, puis chez les *Acera* (6), et j'ai récemment rencontré quelquefois des « chaînes » semblables de plus de deux individus accouplés, dans *Physa fontinalis*.

Exceptionnellement, on a observé parfois chez *Limnaea*

---

(1) Willey, *Contribution to the Natural History of the Pearly* Nautilus, in Willey's Zoological Results, part VI, 1902, p. 810.

(2) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (Mém. Acad. Belg., t. III, 1911, p. 40.)

(3) Deux fois sur cinq paires accouplées (observations personnelles).

(4) Observations personnelles.

(5) Dimon, *The Mud Snail :* Nassa obsoleta. (Cold Spring Harbor Monographs [Brooklyn Inst. Arts and Sci.], vol. V, 1905, p. 11.)

(6) Legendre, *Arch. Zool. Expér.*, 4e série, t. IV, 1905, p. 6.

palustris, deux individus accouplés *réciproquement,* orientés en sens inverse et les deux pénis croisés ([1]).

Quant à la durée même de l'accouplement, elle a été reconnue extrêmement variable d'un couple à l'autre, dans la même espèce, non seulement chez les *Limnaea* ([2]), mais dans d'autres Pulmonés aquatiques et diverses espèces de Nudibranches ([3]).

D'autres variations dans les phénomènes de reproduction ont encore été constatées, par exemple :

a) Ponte sans fécondation préalable (parthénogenèse naturelle?), signalée exclusivement jusqu'ici chez des Pulmonés, c'est-à-dire des Gastropodes hermaphrodites, ce qui l'a fait interpréter souvent comme « autofécondation » : chez *Limnaea stagnalis* (Robin, 1869; Nourry, 1891), *L. auricularia* (von Baer, 1835; Braun, 1889), *L. columella* ([4]), *Planorbis vortex* (Chadwick, 1903), *P. corneus* (Heathcote, 1907), *Arion ater* (Wotton, 1893), *Arion* et *Limax* divers (Künckel), *Hyalinia (cellaria)* (Fischer), *Helix hortensis* (Lang, 1912), *Zonites algirus* ([5]); dans certains autres Pulmonés terrestres, on a conclu à la nécessité régulière de l'autofécondation, d'après

---

([1]) Karsch, *Die Entwicklungsgeschichte des* Limnaeus stagnalis, ovalis *und* palustris, *nach eigenen Beobachtungen dargestellt.* (Arch. f. Naturgesch., 1846, p. 238.) — La chose ne doit même pas être fort rare dans cette espèce, non pas seulement entre individus isolés, en captivité, mais dans les conditions naturelles ; car deux *L. palustris* adultes ont été pris accouplés mutuellement et se fécondant réciproquement, au début de la période d'accouplement, et dans un fossé où cet accouplement était facile, les individus adultes y abondant (observation personnelle); ces deux Limnées, conservés en captivité, ont pondu tous deux, peu après. Au contraire, cet accouplement mutuel n'a pas encore été signalé dans d'autres espèces de *Limnaea.*

([2]) Karsch, *loc. cit.,* p. 242.

([3]) Observations personnelles.

([4]) « It apparently does self-fertilize its eggs when isolated. » Colton, Lymnaea columella, *and Self-fertilization.* (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. LXIV, 1912, p. 183.)

([5]) J. Pérez, *Parthénogenèse chez le* Zonites algirus. (Proc.-verb. Soc. Linn. Bordeaux, t. XXXI, 1877, p. 49.)

l'existence de certaines particularités d'organisation; mais il semble bien que le seul cas réellement observé de tentatives d'autofécondation est celui du *Limnea auricularia* de von Baer.

b) Parthénogenèse « chimique » déterminant le développement jusqu'à la constitution de la larve chez *Lottia gigantea* et *Acmaea*, par l'eau de mer hypertonique (1), chez *Mactra*, déterminant la segmentation de l'œuf par le chlorure de potassium (2), puis chez *Cumingia* (3).

c) Parthénogenèse pseudogamique par suite d'hybridation (voir Ve partie : Hérédité).

d) Fécondation de portions non nucléées d'œufs de *Dentalium* (4).

11. — SYSTÈME NERVEUX.

A. **Amphineures.** — Malgré le petit nombre d'études faites à leur sujet, on y a constaté des variations au moins dans :

a) Les commissures de leurs cordons pédieux, et notamment dans leur nombre qui varie de 20 à 30 chez *Chiton squamosus* (5) et de 18 à 20 chez *C. marginatus* (6); dans un individu de *Cryptoplax (Chitonellus) larvaeformis*, contrairement à la règle, la commissure pédieuse postérieure était plus grosse que les autres (7).

---

(1) Loeb, *Univ. of California Public.*, vol. I, 1903, p. 7.

(2) Kostanecki, *Bull. Acad. Cracovie*, 1902, p. 363.

(3) Morris, *A cytological study of artificial parthenogenesis in* Cumingia. (Journ. Exper. Zool., vol. XXII, 1917.)

(4) Delage, *Arch. Zool. expér.*, 3e série, t. VII, 1899, p. 383.

(5) von Jhering, *Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden*. (Morphol. Jahrb., Bd III, 1877, p. 157.)

(6) Pelseneer, *Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques*. (Mém. Acad. Sci. Belg. [série in-4o], t. LVII, 1899, p. 13.)

(7) Wettstein, *Zur Anatomie von* Cryptoplax larvaeformis. (Jen. Zeitschr., Bd XXXVIII, 1904, p. 485.)

b) Les nerfs des cordons latéraux qui se rendent à l'estomac : ils sont au nombre de 3 de chaque côté, normalement, chez *Chiton magnificus*; dans un cas, il y en avait seulement 2 à gauche, où le troisième était absent (¹); de même, dans *Cryptochiton stelleri*, il y a un *ou* deux nerfs allant des cordons latéraux (palléo-viscéraux) aux oreillettes (²).

c) Les nerfs du disque buccal de *Chiton sinclairi* naissent, soit directement du bord ventral de l'anneau « cérébral » sus-œsophagien, soit à une certaine distance au-dessus de ce bord, de la surface dirigée en arrière (³).

d) D'autre part, il a été observé aussi une fois un cordon pédieux de *C. marginatus*, traversé par un faisceau musculaire (⁴).

B. **Gastropodes.** — A côté de l'asymétrie fondamentale de leur système nerveux, ils peuvent présenter encore occasionnellement une asymétrie individuelle des parties demeurées symétriques de ce système; ainsi, dans *Doris tuberculata*, une moitié du système nerveux central (ordinairement la droite) est souvent plus grande que l'autre, surtout dans la portion cérébrale (⁵).

a) Ganglions cérébraux. — La distance entre les deux centres cérébraux varie suivant les individus dans *Notarchus punctatus* (⁶).

(¹) Haller, *Beiträge zur Kenntniss der Placophoren.* (Morphol. Jahrb., Bd XXI, 1894, p. 37.)

(²) Carlson, *Comparative physiology of the Invertebrate heart.* (Biol. Bull., vol. VIII, 1905.)

(³) von Wissel, *Pacifische Chitonen.* (Zool. Jahrb. [Syst. Geogr. und Biol.], Bd XX, 1904, pp. 648 et 649.)

(⁴) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 13.

(⁵) Eliot in Alder and Hancock, *The british nudibranchiate Mollusca*, part VIII (supplementary), 1910, p. 41.

(⁶) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, 1re partie. (Ann. Mus. Marseille [Zool.], t. II, 1885, p. 92.)

Le « lobe dorsal » cérébral est très variable, suivant les individus, chez *Limnaea stagnalis* (¹).

Là où les centres cérébral et pédieux d'un même côté sont étroitement accolés, il peut arriver qu'ils soient parfois écartés et unis par un connectif plus ou moins long : c'est ce qui arrive, par exemple, chez *Crucibulum ferrugineum*, forme assez variable à ce point de vue, et où, dans un spécimen, un tel connectif existait au côté droit (²).

b) Nerfs cérébraux. — Le nerf œsophagien aortique de *Buccinum undatum* varie beaucoup dans son origine : il naît par une racine double (une dans chaque ganglion cérébral), et l'union des deux racines se produit soit tout près des centres, soit beaucoup plus loin, et alors par deux ou trois anastomoses (³).

Des nerfs cérébraux proboscidiens sont parfois fusionnés sur une partie de leur longueur avec des nerfs proboscidiens originaires des centres buccaux ou stomato-gastriques, dans le même *Buccinum undatum* (⁴).

Le nerf du petit tentacule manquait à droite sur un individu de *Umbrella mediterranea*, le nerf correspondant de gauche était plus fort et innervait les deux tentacules (⁵).

Chacun des ganglions cérébraux, chez *Notarchus punctatus*,

(¹) Böhmig, *Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems einiger Pulmonaten Gasteropoden :* Helix pomatia *und* Limnaea stagnalis. Leipzig, 1883, p. 35 (dissertation).

(²) Plate, *Mittheilungen über zoologische Studien an der chilenische Küste.* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1894, p. 1082.)

(³) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 7e série, t. III, 1887, p. 275.)

(⁴) Bouvier, *loc. cit.*, p. 274.

(⁵) Moquin-Tandon, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 5e série, t. XIV, p. 102.) — Cet auteur signale d'une façon générale (p. 89) que le système nerveux de cette espèce présente de nombreuses différences individuelles dans les ganglions et dans les nerfs.

donne quelquefois, outre ses 6 nerfs constants, 1 ou 2 petits nerfs à existence accidentelle; en outre, il a été vu une fois, entre les deux connectifs pleural et pédieux, un filet nerveux exceptionnel sortant du ganglion cérébral (¹).

Le nerf tentaculaire de *Pleurobranchus (Bouvieria) aurantiacus* est très variable, en ce sens qu'il se présente avec un ou deux renflements ganglionnaires (²); d'une façon générale, dans le système nerveux de cette espèce, le nombre et la grandeur des filets secondaires varient avec les individus différents (³).

Le nerf du ganglion génital se détache quelquefois, dans une espèce indéterminée de *Glaucus*, non du centre cérébral dont il provient normalement, mais de la commissure viscérale (côté droit) (⁴).

Chez *Limnaea peregra*, le nerf de la nuque « naît avec quelques légères différences, soit tout près du connectif postéro-inférieur (cérébro-pleural), soit même de ce connectif dans sa partie la plus voisine du cerveau » (⁵). Dans ce même *Limnaea*, le nerf fronto-labial postérieur envoie un rameau à toute la partie des téguments de la bouche, au voisinage des yeux et des tentacules : c'est le nerf frontal; or, dans certains cas, celui-ci est distinct et isolé dès le cerveau lui-même (⁶).

Chez *Helix pomatia*, chaque ganglion cérébral donne, en

(¹) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, 1re partie. (LOC. CIT., respectivement pp. 93 et 94.)

(²) LACAZE-DUTHIERS, *Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orange*. (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 4e série, t. XI, 1859, p. 279.)

(³) LACAZE-DUTHIERS, *loc. cit.*, p. 276.

(⁴) VAYSSIÈRE, *Observations sur l'anatomie du* Glaucus. (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 6e série, t. I, 1875, p. 11.)

(⁵) DE LACAZE-DUTHIERS, *Du système nerveux des Mollusques Gastéropodes Pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 1re série, t. I, 1872, p. 452.)

(⁶) DE LACAZE-DUTHIERS, *loc. cit.*, p. 452. — La chose est confirmée par DE NABIAS, *Recherches sur le système nerveux des Gastéropodes Pulmonés aquatiques : Cerveau des Limnées* (Limnaea stagnalis). (TRAV. LABOR. SOC. SCI. ET STATION ZOOL. ARCACHON, 1899, p. 22.)

avant du connectif cérébro-pédieux, deux, *quelquefois trois* fins nerfs se rendant aux vaisseaux (1) ; dans la même espèce, le ganglion tentaculaire donne un nombre variable de branches : 2 ou 3 (2).

Le nerf copulateur, né du centre cérébral chez *Testacella haliotidea,* présente souvent une bifurcation, les deux branches formant quelquefois un petit plexus (3).

Chez *Daudebardia saulcyi*, il y a une disposition probablement individuelle dans le fait que les nerfs cérébraux 2 et 4 ont été trouvés unis sur toute leur longueur, au côté droit (4).

Les nerfs labial, buccal et pénial, chez *Oncidiella celtica,* ont une origine cérébrale commune (y étant accolés), ou bien distincte (5).

Enfin, le nerf copulateur de *Limnaea stagnalis* naît souvent accolé au nerf tentaculaire ou au nerf labial inférieur (6).

c) Connectifs cérébro-buccaux. — Des nerfs labiaux sont parfois présents sur le connectif cérébro-buccal de *Cerithium vulgatum* (7). Ces mêmes connectifs buccaux, chez *Haliotis*

---

(1) Amaudrut, *La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 8e série, t. VII. 1898, p. 127 du tiré à part.)

(2) Leydig, *Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken.* (Arch. f. mikr. Anat., Bd I, 1865, p. 53 [d'après Yung, il pourrait même y en avoir 5].)

(3) De Lacaze-Duthiers, *Histoire de la Testacelle.* (Arch. Zool. expér., 2e série, t. V, 1888, p. 560.)

(4) Plate, *Studien über Opisthopneumone Lungenschnecken.* I. *Die Anatomie der Gattungen* Daudebardia *und* Testacella. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd IV, 1891, p. 593.)

(5) Respectivement Joyeux-Laffuye, *Organisation et développement de l'Oncidie.* (Arch. Zool. expér., 1re série, t. X, 1883, pp. 77 et 78.) — Plate, *Studien über Opisthopneumone Lungenschnecken.* II. *Die Oncidiiden.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd VII, 1893, p. 154.)

(6) De Lacaze-Duthiers, *Du système nerveux des Gastéropodes Pulmonés aquatiques.* (Loc. cit., p. 453.)

(7) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes.* (Loc. cit., p. 138.)

tuberculata, émettent de chaque côté, outre une branche près de leur origine, d'autres, variables en nombre (3 à 5), de leur partie antérieure (1).

d) Connectifs cérébro-pédieux. — *Cyclostoma elegans* présente parfois un nerf exceptionnel sur le connectif cérébro-pédieux (2). Une espèce de *Pterotrachaea (Euryops)* a montré une fois la bifurcation du connectif cérébro-pédieux à son origine cérébrale (3).

e) Ganglions et nerfs pleuraux. — Le ganglion pleural gauche est « extrêmement variable dans son aspect » chez *Cyclostoma elegans* (4).

Du ganglion pleural (pleuro-viscéral) droit de *Umbrella mediterranea*, on voit chez quelques individus, outre les 3 branches nerveuses principales, se détacher 3 petits nerfs supplémentaires (5). Dans la même espèce, sur les ganglions pleuraux, 2 ou 3 petites branches, au lieu de quitter les 3 gros nerfs, naissent parfois directement du centre lui-même (6); et d'autres rameaux en naissent quelquefois, à droite, dans une position qui n'a rien de constant (7).

Le ganglion pleural de *Helix aspersa* émet un nerf qui se rend au centre cérébral correspondant en passant entre les deux connectifs : cérébro-pédieux et cérébro-pleural ; une

---

(1) Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. XII, 1859, p. 295.)

(2) Garnault. *Recherches anatomiques et histologiques sur le* Cyclostoma elegans. (Actes Soc. Linn. Bordeaux, 1887, p. 74 du tiré à part.)

(3) Tesch, *Das Nervensystem der Heteropoden.* (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd CV, 1913, p. 260.)

(4) Garnault, *loc. cit.*, p. 77.

(5) Moquin-Tandon, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée.* (Loc. cit., p. 98 du tiré à part.)

(6) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, p. 109.

(7) *Ibid.*, pp. 110 et 111.

branche de ce nerf s'insère sur le ganglion cérébral en avant du connectif cérébro-pédieux, quelquefois sur le connectif cérébro-buccal (1).

Chez *Cyclostoma elegans*, on a constaté la variabilité d'origine du nerf du ganglion pleural droit (2).

Le nerf pleural gauche qui, chez *Cypraea arabica*, innerve le muscle columellaire, sort parfois de la commissure viscérale (3).

f) Ganglions et nerfs pédieux. — Le nombre des commissures des cordons pédieux est très inconstant dans les Gastropodes docoglosses et rhipidoglosses, comme dans les Amphineures; on en a observé : 8 à 10 chez *Lottia viridula* (4); 10 ou 11 chez *Fissurella costaria* (5): 10 ou 11 dans *Lucapina crenulata* (6); 15, 18 ou bien 31-32 chez *Haliotis tuberculata* (7); 9, 12 ou 16 dans *Trochus (Gibbula) cinerarius* (8);

---

(1) Amaudrut, *Sur le système nerveux de quelques Mollusques Pulmonés*. (Bull. Soc. Philomath. Paris, 1886, p. 24 du tiré à part.)

(2) Garnault, *loc. cit.*, p. 77.

(3) Bouvier, *Observations complémentaires sur le système nerveux et les affinités zoologiques des Gastéropodes du genre Porcelaine* (Cypraea). (Ann. Sci. nat. [Zool.], 7e série, t. XII, p. 25.)

(4) Haller, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*. Leipzig, 1894, p. 4.

(5) Respectivement Haller, *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen*. (Morphol. Jahrb., Bd IX, 1883, pl. II, fig. 2.) — von Jhering, *Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden*. (Morphol. Jahrb., Bd III, 1877, pl. X, fig. 2.)

(6) Illingworth, *The Anatomy of* Lucapina crenulata *Gray*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XVI, 1902, p. 469.)

(7) Respectivement Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide*. (Loc. cit., pl. X, fig. 5.) — Fleure, *Zur Anatomie und Phylogenie von* Haliotis. (Jenaische Zeitschr., Bd XXXIX, 1904, pl. IX, fig. 49.) — Haller, *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen*. (Loc. cit., p. 25.)

(8) Respectivement Pelseneer, *Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques*. (Loc. cit., pl. XIX, fig. 162.) — Franck, *Beiträge zur Anatomie der Trochiden*. (Jenaische Zeitschr., Bd LI, 1914, p. 403.) — Randless, *Some observations on the Anatomy and Affinities of the Trochidae*. (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XLVIII, 1905, fig. 30.)

14 ou 32 chez *Turbo rugosus* (1); 14 à 18 chez *Nerita ornata* (2).

Il en est de même, en dehors des Docoglosses et des Rhipidoglosses, chez quelques Taenioglosses à cordons pédieux : dans les *Paludina*, où *P. vivipara* peut présenter — outre la commissure antérieure — 3 ou 4 autres commissures (3); et dans les *Cypraea*, parmi lesquels 28 est le nombre maximum de ces commissures des cordons pédieux chez *C. testudinaria* (4), et 10 le nombre minimum, très voisin du maximum, chez *C. arabica* (5).

Quant aux nerfs pédieux proprement dits, leur distribution est très variable aussi d'un individu à l'autre dans *Lottia gigantea* (nombre des nerfs latéraux de chaque cordon pédieux) (6) et dans *Paludina vivipara* (7); chez *Cyclostoma elegans* (8), la mince commissure pédieuse postérieure naît *quelquefois* non du ganglion lui-même, mais des nerfs pédieux postérieurs; elle donne *exceptionnellement* 2 petits filets nerveux; enfin, la face ventrale des ganglions pédieux y présente 5 *ou* 6 filets nerveux.

Il a été observé chez *Harpa ventricosa* un cas de nerf pédieux

---

(1) Respectivement BOUVIER, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (LOC. CIT., p. 35.) — HALLER, *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen.* (LOC. CIT., p. 30.)

(2) HALLER, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier,* p. 127 (ces « commissures » sont considérées comme de simples nerfs par BOUVIER et par BOURNE).

(3) BOUVIER, *loc. cit.*, p. 65 (3 commissures). — SIMROTH, *Das Fussnervensystem der* Paludina vivipara. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd XXXV, 1891, p. 143 [4 commissures].)

(4) HALLER, *Die Morphologie der Prosobranchier gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die k. italienische Korvette « Vettor Pisani ».* (MORPH. JAHRB., Bd XVI, 1889, p. 276.)

(5) BOUVIER, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (LOC. CIT., p. 217.)

(6) FISHER, *The Anatomy of Lottia gigantea.* (ZOOL. JAHRB. [ANAT. UND ONTOG.], Bd XX, 1904, p. 43.)

(7) BOUVIER, *loc. cit.*, p. 68.

(8) GARNAULT, *Recherches anatomiques et histologiques sur le* Cyclostoma elegans. (LOC. CIT., p. 75.)

antérieur bifurqué, et dont les deux branches se sont réunies plus loin (1).

Le nerf pénial (sortant du centre pédieux droit) de *Buccinum undatum* présente de nombreux rameaux qui s'en détachent *parfois* en faisceaux de 2, 3 ou 4 filets (2).

Les nerfs pédieux latéraux de *Concholepas peruviana* sont au nombre de 2 *ou* de 3 (3).

On a remarqué de fréquentes variations dans le nombre des ramifications du grand nerf pédieux de *Gastropteron meckeli* et dans leur point d'origine (4).

Il y a, chez *Dolabella rumphi*, 12 *ou* 13 paires de nerfs pédieux (5).

La commissure pédieuse antérieure de *Tylodina citrina* présente *souvent*, vers son milieu, un petit nerf dont l'existence est inconstante (6); en même temps, les ramifications des nerfs pédieux y sont variables par le nombre et la position.

Les nerfs pédieux de *Umbrella mediterranea* montrent de nombreuses variations dans leur nombre et leurs dispositions : Moquin-Tandon et Vayssière l'ont signalé d'une façon générale et ont indiqué divers cas particuliers de cette variabilité : les nerfs principaux peuvent naitre confondus ou séparés après leur origine; le quatrième nerf antérieur se divise généralement en 3 *ou* 4 grosses branches; le rameau se rendant à la base du grand tentacule naît *quelquefois* par 2 racines et croise en dessus

---

(1) Brock, *Zur Neurologie der Prosobranchier*. (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd XLVIII, 1889, p. 70.)

(2) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches*. (Loc. cit., p. 264.)

(3) Bouvier, *loc. cit.*, p. 290.

(4) Vayssière, *Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 6e série, t. IX, 1880, p. 67.)

(5) Amaudrut, *Sur le système nerveux de la* Dolabella Rumphii. Bull. Soc. Philom. Paris, 1886, p. 3.)

(6) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, 1re partie. (Loc. cit., p. 160.)

ou en dessous, suivant les individus, le nerf tentaculaire; le nerf innervant les téguments pédieux antérieurs (nerf « 12 » de Vayssière) se soude quelquefois avec le nerf qui suit; plusieurs petits nerfs des téguments latéraux peuvent former *parfois* un seul tronc (nerf « 20 »); le nerf pédieux postérieur le plus gros (nerf « 23 ») peut se ramifier presque dès son origine, mais le plus souvent il ne se subdivise qu'en arrivant dans les muscles [1].

Les nerfs pédieux ne sont pas toujours symétriques chez *Hadra argillacea* : il y en a de chaque côté de 7 à 10, naissant tantôt indépendamment, tantôt à deux par un tronc commun [2].

Les nerfs pédieux inférieurs, innervant la face ventrale du pied, sont au nombre de 7 à 9 chez *Stenogyra decollata* [3].

Enfin, chez *Oncidiella celtica*, il y a souvent, outre les deux nerfs moyens principaux, un ou plusieurs filets se rendant à la partie antérieure du pied [4].

g) COMMISSURE VISCÉRALE, GANGLIONS ET NERFS VISCÉRAUX. — *Anastomose pleuro-infra-intestinale (ou zygoneurie gauche).* — Elle peut être longue ou courte chez *Cypraea testudinaria* [5]; elle est inconstante (présente dans la plupart des individus) dans *Crepidula fornicata* [6].

---

(1) MOQUIN-TANDON, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée.* (LOC. CIT., pp. 99, 117, 118 et 120.) — VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, 1re partie. (LOC. CIT., pp. 148, 149 et 150.)

(2) WIEGMANN, *Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels*, in ZOOL. ERGEBNISSE EINER REISE IN NIEDERLÄNDISCHE OST-INDIEN (MAX WEBER), Bd III, 1893, pp. 182 et 183.

(3) WILLE, *Untersuchungen über den anatomischen Bau der Lugenschnecken* Stenogyra decollata. (JENAISCHE ZEITSCHR., Bd LII, 1915, p. 739.)

(4) JOYEUX-LAFFUYE. *Organisation et développement de l'Oncidie.* (LOC. CIT., p. 305.)

(5) HALLER, *Die Morphologie der Prosobranchier* (« *Vettor Pisani* »). (MORPH. JAHRB., Bd XVI, p. 265.)

(6) BOUVIER, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (LOC. CIT., p. 235.)

Commissure et ganglions. — La commissure est variable et rarement croisée chez *Acmaea fragilis* (1) ; dans *Patella vulgata*, les ganglions supra-intestinal et infra-intestinal sont variables par le volume et l'aspect (2) ; le ganglion abdominal est parfois bilobé.

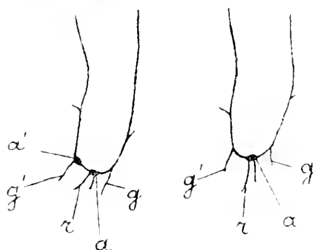


FIG. 143. — *Vermetus triqueter*, partie postérieure de la commissure viscérale dans deux individus différents, vue dorsale. *a*, ganglion abdominal ; *a'*, ganglion abdominal supplémentaire ; *g*, *g'*, nerfs génitaux ; *r*, nerf rénal. — D'après Lacaze-Duthiers.

Sur la commissure viscérale de *Vermetus triqueter*, il peut y avoir un ou deux ganglions abdominaux (3) (fig. 143) ; chez *Cypraea arabica*, les ganglions abdominaux accessoires (viscéral droit et viscéral gauche) sont variables et peuvent faire complètement défaut (4). Le ganglion supra-intestinal de *Ampullaria globosa* présente souvent un ou plusieurs centres accessoires (5). Dans *A. carinata*, le ganglion supra-intestinal accessoire est très variable suivant les individus (6). Le ganglion infra-intestinal de *Carinaria sp.* a été rencontré une fois bilobé (7).

Parmi les Euthyneures, on a constaté aussi des variations dans les centres de la commissure viscérale : sur quelques indi-

---

(1) WILLCOX, *Zur Anatomie von* Acmaea fragilis *Chemnitz*. (JENAISCHE ZEITSCHR., Bd XXXII, 1898, pp. 420 et 448.)

(2) BOUVIER, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches*. (LOC. CIT., p. 19.) — DAVIS and FLEURE, Patella (PROC. AND TRANS. LIVERPOOL BIOL. SOC., vol. XVII, 1903, p. 232.)

(3) LACAZE-DUTHIERS, *Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets*. (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 4e série, t. XIII, p. 260, pl. VI, fig. 1 et 2, Z'''.)

(4) BOUVIER, *Observations complémentaires sur le système nerveux et les affinités zoologiques des Gastéropodes du genre Porcelaine*. (LOC. CIT., p. 28.)

(5) GHOSH, *On the nervous system of* Ampullaria globosa. (REC. IND. MUS. CALCUTTA, vol. VII, 1912, p. 80.)

(6) BOUVIER, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches*. (LOC. CIT., p. 86.)

(7) TESCH, *Das Nervensystem der Heteropoden*. (LOC. CIT., p. 256.)

vidus de *Acera bullata*, le ganglion supra-intestinal est bilobé (1). Chez *Aplysia depilans*, la moitié gauche (ganglion abdominal) de la masse ganglionnaire viscérale est *le plus souvent* plus grosse que l'autre moitié (2) ; et dans *A. punctata*, ce même

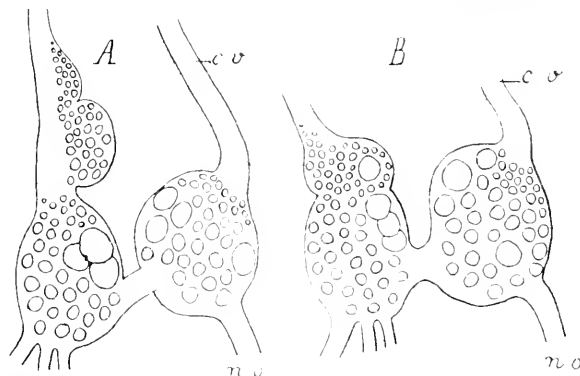


Fig. 144. — *Aplysia punctata*, ganglions viscéraux de deux individus différents, vus dorsalement. A, ganglion gauche dissocié en trois masses ganglionnaires ; B, disposition normale : *c. v*, commissure viscérale ; *n. o*, nerf osphradial, naissant du ganglion droit (ou supra-intestinal). — D'après Guiart.

ganglion abdominal est parfois dissocié en trois ganglions (3) (fig. 144) ; chez *Aclesia freeri*, au lieu que cette masse ganglionnaire viscérale (viscéro-pariétale) fût accolée au ganglion pleural droit (disposition normale), un individu la montrait distante de ce centre, à peu près comme dans les *Aplysia* (4).

---

(1) De Lacaze-Duthiers, *Les ganglions dits palléaux et le stomato-gastrique de quelques Gastéropodes*. (Arch. Zool. expér., 3e série, t. VI, 1898, p. 396.)

(2) Botazzi et Enriques, *Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral des* Aplysia *et de quelques Céphalopodes*. (Arch. Ital. Biol., t. XXXIV, 1900, p. 115.)

(3) Guiart, *Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches*. (Mém. Soc. Zool. France, t. XIV, 1910, p. 120, fig. 70-p. 119.) [Cette variabilité explique les désaccords que l'on rencontre parfois à ce sujet dans la littérature. Voir par exemple : Carazzi, *Studi sui Molluschi*. (Internat. Monatschr. Anat. Physiol., Bd XVIII, 1901).]

(4) Griffin, *The anatomy of* Aclesia freeri. (Loc. cit., pl. VI, fig. 35.)

Chez *Umbrella mediterranea*, il y a souvent un centre viscéral accessoire au côté gauche ([1]). La conformation du ganglion de la commissure viscérale chez *Pleurobranchus meckeli* est inconstante et varie d'un individu à l'autre ([2]). Le ganglion abdominal de *Physa fontinalis* est variable de forme ([3]). Dans *Limax agrestis*, chez beaucoup d'individus, la grosse masse viscérale de chaque côté est divisée en deux; chez quelques-uns elle est divisée en trois, à gauche ([4]).

Pour ce qui concerne les nerfs de la commissure viscérale, des variations ont été reconnues dans ceux qui naissent des centres, et également dans ceux qui sortent des deux branches (supra-intestinale et infra-intestinale) de cette commissure.

Nerfs du ganglion supra-intestinal. — De petits filets du nerf branchial interne sont quelquefois anastomosés chez *Haliotis tuberculata* ([5]).

Chez *Cyclostoma elegans*, on a signalé sur le nerf palléal issu du ganglion supra-intestinal, la présence occasionnelle d'un ganglion ([6]).

Le nerf de la dilatation glandulaire œsophagienne, dans *Cypraea arabica*, est de dimensions variables et sort tantôt du ganglion supra-intestinal lui-même, tantôt de la commissure viscérale ([7]). Chez *Voluta neptuni*, le nombre des nerfs issus du

---

([1]) MOQUIN-TANDON. *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée.* (LOC. CIT., p. 98.)

([2]) PELSENEER, *Recherches sur divers Opisthobranches.* (MÉM. COUR. ACAD. BELG., t. LIII, 1894, p. 30.)

([3]) DE LACAZE-DUTHIERS, *Du système nerveux des Gastéropodes Pulmonés aquatiques.* (LOC. CIT., p. 474.)

([4]) SCHMIDT, *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Pulmonaten.* Dorpat, 1894, respectivement pp. 15 et 16.)

([5]) LACAZE-DUTHIERS, *Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide.* (LOC. CIT., p. 283 [la même chose s'observe de l'autre côté, c'est-à-dire au nerf branchial interne, né du ganglion infra-intestinal].)

([6]) GARNAULT, *loc. cit.*, p. 78.

([7]) BOUVIER, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 7e série, t. XII, p. 25.

ganglion supra-intestinal varie de 8 à 10 [1]. Le nerf pariétal supérieur de *Buccinum undatum* s'accole souvent à la commissure viscérale sur une grande partie de sa longueur; quant au nerf branchio-palléal, une de ses branches contracte une *ou* deux anastomoses avec le nerf siphonal [2].

Le nerf osphradial, chez *Philine aperta*, au lieu de sortir de la commissure viscérale, s'est trouvé, une fois, naître du ganglion supra-intestinal [3]. Plusieurs fois, chez *Dolabella rumphi*, le nerf du ganglion supra-intestinal, allant aux téguments autour de l'orifice femelle, est anastomosé avec un nerf pédieux [4]. Chez quelques individus de *Umbrella mediterranea*, on voit partir du ganglion les deux petits nerfs qui, dans la majorité des cas, se détachent du nerf branchio-palléal [5]. Dans la même espèce, le plexus branchial inférieur forme des anastomoses dont partent des filets, *souvent* au nombre de 2, pour le vaisseau efférent de chaque pinnule; en outre, on y voit près du nerf d'origine de ce plexus un *ou quelquefois* deux épaississements ganglionnaires [6]. *Pleurobranchus (Bouvieria) aurantiacus* montre *souvent* de petits ganglions sur les anastomoses de ses filets nerveux palléaux [7].

Nerfs du ganglion abdominal. — Le nerf rectal, chez *Haliotis tuberculata*, donne à gauche 2 *ou* 3 ramuscules à peu près constants [8]. La variabilité des nerfs nés du ganglion

---

(1) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (Loc. cit., p. 303.)

(2) Bouvier, *loc. cit.*, respectivement pp. 266 et 267.

(3) Guiart, *Mém. Soc Zool. France,* t. XIV, 1910, p. 109.

(4) Amaudrut, *Sur le système nerveux de la* Dolabella Rumphii. (Bull. Soc. Philomath. Paris, 1886, p. 4.)

(5) Moquin-Tandon, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée.* Loc cit., pp. 98 et 142, pl. VI, fig. 7.)

(6) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, respectivement pp. 114 et 115.

(7) Lacaze-Duthiers, *Ann. Sci. nat. (Zool.),* 4e série, t. XI, p. 277.

(8) Lacaze-Duthiers, *loc. cit.,* 4e série, t. XII, p. 289.

abdominal a été constatée, quant au nombre et à l'origine, chez *Cyclostoma elegans* (1). De même dans *Buccinum undatum* : à l'anastomose du nerf recto-génital avec les nerfs pleuraux droits, un autre petit nerf va se joindre *ordinairement*; une forte branche du nerf réno-cardiaque envoie 1 *ou* 2 rameaux sur l'aorte; le nerf postérieur du ganglion abdominal accessoire, dans la plupart des individus, a son origine entre les deux ganglions abdominaux (2).

Un rameau du nerf génito-branchial se détache quelquefois directement du ganglion chez *Umbrella mediterranea*; et, dans la même espèce, le nerf palléal postérieur est accolé *en général*, sur une partie de son trajet, au nerf génito-branchial (3). Le nerf du ganglion génital, chez *Glaucus sp.*, est parfois détaché de la commissure viscérale et non du centre cérébro-viscéral droit (4). Le troisième nerf du ganglion abdominal de *Doris tuberculata* donne 2 ou 3 branches à la grosse glande muqueuse des conduits génitaux (5).

Les nerfs viscéraux médian et droit naissent *souvent* par un tronc commun dans *Testacella haliotidea* (6).

Nerfs du ganglion infra-intestinal. — La variabilité des nerfs issus du centre infra-intestinal a été observée chez la femelle de *Cyclostoma elegans* (7). Le nerf pariétal droit, issu

---

(1) Garnault, *loc. cit.* p. 79.

(2) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (Loc. cit., respectivement pp. 271, 272 et 273.)

(3) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, respectivement pp. 98, 115 et 142; aussi Vayssière, *Ann. Musée Marseille*, t. II, 1885, p. 147.

(4) Vayssière, *Observations sur l'anatomie du* Glaucus. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 6e série, t. I, 1874, p. 11.)

(5) Hancock and Embleton, *On the Anatomy of* Doris. (Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1852, p. 232.)

(6) De Lacaze-Duthiers, *Histoire de la Testacelle.* (Arch. Zool. expér., 2e série, t. V, p. 568, note 1.)

(7) Garnault, *loc. cit.*, p. 79.

du ganglion infra-intestinal, chez *Cypraea arabica*, est tantôt simple, tantôt double, dès son origine (¹).

Les deuxième et troisième nerfs palléaux gauches de *Umbrella mediterranea* sont *quelquefois* confondus ensemble (²). Le nerf palléal supérieur gauche de *Oncidiella celtica* présente *souvent* des ramifications anastomosées et, aux points de réunion, il y a souvent un petit ganglion (³). Au nerf palléal droit de *Physa fontinalis*, on observe la variation du nombre des ramifications pénétrant dans les dentelures du manteau (⁴).

Nerfs de la branche supra-intestinale de la commissure viscérale. — On signale la présence occasionnelle d'un nerf sur la commissure viscérale de *Cyclostoma elegans*, entre le centre supra-intestinal et le ganglion abdominal (⁵). A droite du ganglion abdominal, il y a, chez *Cypraea arabica*, 2 *ou* 3 filets nerveux qui paraissent destinés au cœur (⁶). De la branche supra-intestinale de la commissure viscérale, dans *Murex trunculus*, font issue 4, 5 *ou* 6 nerfs branchiaux (⁷). Dans *Buccinum undatum*, la branche supra-intestinale donne 1 *ou* 2 nerfs à la paroi du corps et à la branchie (⁸).

Nerfs de la branche infra-intestinale de la commissure viscérale. — Chez *Haliotis tuberculata*, un peu en avant le

---

(¹) BOUVIER, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 7ᵉ série, t. XII, p. 27.

(²) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, p. 116.

(³) JOYEUX-LAFFUYE, *Organisation et développement de l'Oncidie.* (LOC. CIT., p. 308.)

(⁴) DE LACAZE-DUTHIERS, *Du système nerveux des Gastéropodes Pulmonés aquatiques.* (LOC. CIT., p. 475.)

(⁵) GARNAULT, *loc. cit.*, p. 78.

(⁶) BOUVIER, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 7ᵉ série, t. XII, p. 31.

(⁷) BOUVIER, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (LOC. CIT., p. 281.)

(⁸) BOUVIER, *loc. cit.*, p. 270.

ganglion abdominal, on trouve 1 *ou* 2 petits filets se rendant à la partie dorsale de la paroi du corps ([1]).

On observe chez *Paludina vivipara* la variabilité du nombre (2 ou 3) et de l'origine des nerfs columellaires naissant de cette branche infra-intestinale ([2]). Le nerf recto-génital se dédouble fréquemment dans *Cypraea arabica* ([3]). Chez *Cerithium vulgatum* varie le nombre des nerfs issus de la branche infra-intestinale (4 ou 5) ([4]). Enfin, on a constaté des variations individuelles dans le nombre des nerfs issus de la branche infra-intestinale de *Buccinum undatum* (le nerf le plus voisin du ganglion abdominal peut faire défaut) et de *Conus virgo* ([5]).

h) Ganglions buccaux (stomato-gastriques) et leurs nerfs. — Dans *Haliotis tuberculata,* la commissure entre les deux ganglions fournit 6 ramuscules *habituellement* constants ([6]). Dans *Umbrella mediterranea,* les deux nerfs radulaires naissent accolés *ou* distincts ([7]). Les nerfs stomato-gastriques innervant la masse radulaire de *Testacella haliotidea* sont *quelquefois* bifurqués ([8]).

Chez *Haliotis tuberculata,* le réseau nerveux stomacal ne présente rien de constant ([9]). Et cette inconstance de réseau stomato-gastrique est poussée à un très haut point dans les Opisthobranches en général, où le parcours des filets et le

---

(1) Lacaze-Duthiers, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 4e série, t. XII, p. 288.

(2) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (Loc. cit., p. 69.)

(3) Bouvier, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 7e série, t. XII, p. 29.

(4) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* (Loc. cit., p. 137.)

(5) Bouvier, *loc. cit.*, respectivement pp. 270 et 339.

(6) Lacaze-Duthiers, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 4e série, t. XII, p. 298.

(7) Moquin-Tandon, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée.* (Loc. cit.) — Vayssière, *Ann. Musée Marseille,* t. II, p. 143.

(8) De Lacaze-Duthiers, *Histoire de la Testacelle.* (Loc. cit., p. 573.)

(9) Lacaze-Duthiers, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 4e série. t. XII, p. 300.

nombre des ganglions offrent une très grande variabilité (on retrouve le même phénomène dans les Lamellibranches et les Céphalopodes : voir plus loin). Le fait a été signalé chez les Tectibranches, surtout par de Lacaze-Duthiers : dans *Aplysia punctata,* les réseaux nerveux sur l'estomac présentent des variétés sans nombre; chez *Dolabella rumphi,* le nombre des colliers nerveux stomacaux diffère suivant les individus; dans *Acera bullata,* il y a des dispositions particulières sur quelques individus; sur les deux colliers nerveux de *Philine aperta,* il y a inconstance d'existence et de position de petits ganglions de renforcement; enfin, dans *Scaphander lignarius,* les colliers sont peu semblables dans les différents individus ([1]).

Le réseau stomacal de *Pleurobranchus aurantiacus* est très variable suivant les individus, et vers l'étranglement séparant l'estomac de l'intestin se trouvent 2 à 4 petits ganglions peu constants dans leur nombre, leur position et leur volume ([2]). Le plexus superficiel sur le bulbe de *Umbrella mediterranea* est d'aspect variable suivant les individus ([3]).

La chaîne entourant l'extrémité cardiaque de l'estomac présente de 10 à 12 ganglions chez *Doris tuberculata* ([4]). Chez *Marionia blainvilleana,* il y a 1 *ou* 2 anneaux nerveux stomato-gastriques autour de l'estomac armé ([5]).

C. **Lamellibranches.** — *a*) GANGLIONS CÉRÉBRAUX. — Ils sont plus ou moins séparés des centres pleuraux par un sillon, dans un petit nombre d'exemplaires de *Phaseolicama*

([1]) DE LACAZE-DUTHIERS, *Les ganglions dits palléaux et le stomato-gastrique de quelques Gastéropodes.* (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 3e série, t. VI, respectivement pp. 383, 389, 396, 405 et 418.)

([2]) LACAZE-DUTHIERS, *Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orange.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 4e série, t. XI, pp. 290 et 291.)

([3]) MOQUIN-TANDON, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée.* (LOC. CIT., p. 126.)

([4]) HANCOCK and EMBLETON, *On the Anatomy of* Doris. (PHIL. TRANS. ROY. SOC. LONDON, 1852, p. 235.)

([5]) VAYSSIÈRE, *Ann. Musée Marseille,* t. VI, 1901, p. 108.

magellanica (¹). Les ganglions cérébraux de *Anodonta cellensis* montrent des variations fréquentes (dont certaines sont rares) dans leurs rapports avec l'adducteur antérieur (²).

b) Ganglions « médians ». — Ces centres sont des formations très inconstantes; pour *Mya arenaria*, ils ne sont présents que dans deux individus sur une cinquantaine (³); chez les *Anodonta*, ils sont rarement visibles : sur un spécimen de *A. cygnaea*, ce centre existait à gauche seulement (⁴).

c) Ganglions pédieux. — Dans beaucoup de cas, ils sont tout à fait incolores chez *Lithodomus lithophagus* (⁵).

d) Ganglions viscéraux. — Ils sont souvent colorés en orange chez *Modiola barbata*; la commissure qui les unit peut être parfois si courte qu'ils ne forment qu'une seule masse ganglionnaire. dans *Modiolaria marmorata*; la même fusion a été observée occasionnellement chez *Mytilus edulis* et chez *Dreissensia polymorpha* (⁶).

Dans *Ostrea edulis*, le ganglion viscéral droit est souvent plus gros que le gauche (⁷). La paire de ganglions viscéraux a été rencontrée exceptionnellement en arrière de l'anus chez *Anodonta cellensis* (⁸).

(¹) Igel, *Ueber die Anatomie von* Phaseolicama magellanica *Rousseau*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XXVI, 1908, p. 33.)

(²) Splittstoesser, *Zur Morphologie des Nervensystemes von* Anodonta cellensis *Schröt.* (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd CIV, 1913, p. 427.)

(³) Vlès, *Monographie sommaire de* Mya arenaria. (Mém. Soc. Zool. France, t. XXII, 1909, p. 125.)

(⁴) Latter, *The nervous system of* Anodonta cygnea (Nature, vol. LXVIII, 1903, p. 623.)

(⁵) List, *Die Mytiliden*. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 27ᵉ monogr., 1902, respectivement pp. 191 et 201.)

(⁶) Babor, *Ueber das Centralnervensystem von* Dreissensia polymorpha. (Sitzungsber. k. böhm. Gesellsch. Wiss. [Math.-naturw. Classe], 1895, p. 6.)

(⁷) Duvernoy, *Mémoires sur le système nerveux des Mollusques Acéphales Lamellibranches*. (Mém. Acad. Sci. Paris, t. XXIV, 1854, p. 56.)

(⁸) Splittstoesser, *Abnormitäten der Organisation von* Anodonta cellensis. (Zool. Anz., Bd XXXIX, 1912, p. 413.)

e) Ganglions « préviscéraux » des *Pholas*. — Ils y présentent une très notable variété ; ainsi, dans *P. candida*, ces appareils sont plus ou moins gros et peuvent même exceptionnellement paraître absents, la commissure persistant seule (fig. 145) ; les filets nerveux sont, dans la règle, présents

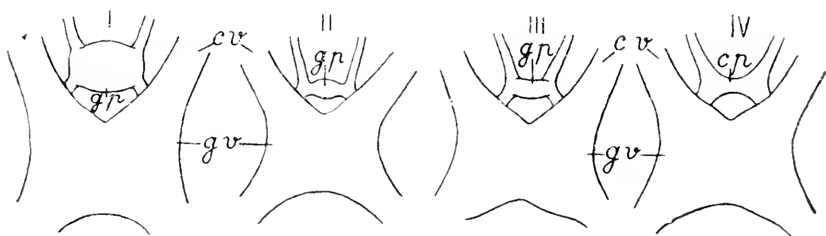


Fig. 145. — *Pholas candida*, ganglions viscéraux et commissure préviscérale de quatre individus différents, vue ventrale, × 8. I, avec ganglion préviscéral particulièrement gros ; II, avec ganglion préviscéral réduit ; III, avec ganglion préviscéral à peine saillant ; IV, avec commissure sans ganglion. *c. v*, commissure viscérale ; *c. p*, commissure préviscérale ; *g. p*, ganglion préviscéral. — Original.

et symétriques, très exceptionnellement asymétriques (observations personnelles). Dans deux exemplaires de *P. dactylus*, ces centres faisaient également défaut ; dans les autres, ils sont plus ou moins développés ; les filets nerveux manquent parfois aussi [1].

f) Nerfs cérébraux. — Les nerfs des palpes varient en nombre chez *Pinna (Atrina) rigida* : 7 paires *usuellement* [2]. Les ramifications du nerf palléal antérieur varient d'un côté à l'autre dans *Mytilus galloprovincialis* [3].

---

(1) Foerster. *Ueber die Leuchtorgane und das Nervensystem von* Pholas dactylus. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd CIX, 1914, p. 381.)

(2) Grave, *Anatomy and Physiology of the wing-shell* Atrina rigida. (Bull. Bureau Fisheries. Washington, vol. XXIX, 1911, p. 433.)

(3) List., *loc. cit.*, p. 175.

g) Nerfs viscéraux. — Le nerf branchial naît par une ou deux racines chez *Pecten tenuicosatus* [1]. Les nerfs viscéraux antérieurs peuvent différer d'un côté à l'autre dans *Pinna nobilis*, quoique *Pinna* soit symétrique; et dans la même espèce, divers autres nerfs diffèrent aussi d'un côté à l'autre, s'anastomosant, avec de petits ganglions présents *ou* absents, suivant les individus, à la bifurcation [2].

Les nerfs viscéraux antérieurs de *Modiola barbata* sont variables quant à leur origine, pouvant naître soit des ganglions, soit de leur commissure viscérale; dans la même espèce, le nombre des rameaux des nerfs palléaux postérieurs se rendant aux bords du manteau est variable, les nerfs des plis moyen et interne pouvant naître séparément ou d'un même point [3]. Chez *Mytilus galloprovincialis*, il sort un nombre variable de nerfs de la partie antérieure de la commissure viscérale; il y a également variabilité dans l'origine et le parcours des nerfs de l'adducteur postérieur; enfin, varie aussi le nombre des filets du nerf palléal postérieur [4]. Dans *Lithodomus lithophagus*, un nerf viscéral se rendant au rétracteur du byssus et aux viscères sort de chaque côté du ganglion ou bien d'un côté, du ganglion, de l'autre, hors de la commissure viscérale; et dans cette même espèce, le grand nerf palléal postérieur donne un rameau inconstant au muscle adducteur postérieur [5].

Chez *Modiolaria marmorata*, il sort parfois des ganglions viscéraux, un fin nerf parallèle au grand nerf palléal postérieur; et de la commissure entre les deux centres viscéraux, il naît parfois, de l'un ou de l'autre côté, un mince nerf [6]. Le nerf

---

(1) Drew, *The Habits, Anatomy, and Embryology of the Giant Scallop* (Pecten tenuicostatus *Mighels*). (Univ. of Maine Stud., n° 6, 1906, p. 24.)

(2) Duvernoy, *loc. cit.*, respectivement pp. 77, 78, 79, 80 et 84.)

(3) List, *loc. cit.*, respectivement pp. 191 et 193.

(4) *Ibid.*, pp. 177 et 178.

(5) *Ibid.*, p. 176.

(6) *Ibid.*, p. 202.

branchial, chez cette espèce, envoie un nombre variable de nerfs dans l'axe branchial, jusqu'à 12 et même davantage, de chaque côté de cet axe [1].

Chez *Anodonta cygnaea*, le nerf palléal postérieur donne 6 *ou* 7 filets, et entre le nerf branchial et le nerf palléal latéral, 4 *ou* 5 filets naissent du ganglion viscéral [2]. Dans *A. cellensis* s'observent des différences individuelles pour les ramifications du nerf palléal postérieur moyen [3]. L'étude détaillée du système nerveux de *Anodonta* a montré que, outre de nombreux nerfs inconstants, on y trouve, suivant les individus, une grande variabilité des nerfs constants dans leur aspect et leur parcours [4], au point que l'expérience seule permet de les reconnaitre exactement dans chaque individu. Il y a des anastomoses *fréquentes* entre les trois nerfs siphonaux les plus dorsaux de *Cardium edule*, et souvent on y trouve un ganglion à l'origine des nerfs palléaux ou plus ou moins dans leur parcours [5]. Dans la même espèce s'observe la variabilité de la position des ganglions accessoires du siphon anal [6].

La branche interne du nerf palléal postérieur (nerf du muscle adducteur) de *Mactra stultorum* donne 4 *ou* 5 filets allant en dedans du siphon branchial [7]. Chez *Lutraria elliptica*, il y a 4 *ou* 5 nerfs siphonaux de chaque côté [8]; il y a d'ailleurs beaucoup de variations quant aux points de détail, dans le système nerveux de *L. tenuis* [9].

---

(1) List, *loc. cit.*, p. 203.

(2) Duvernoy, *loc. cit.*, respectivement pp. 88 et 89.

(3) Splittstoesser, *loc. cit.*, p. 431.

(4) *Ibid.*, p. 464.

(5) Johnstone, *Cardium*. (Liverpool Mar. Biol. Comm. Mem., vol. II, 1899, p. 56.)

(6) Drost, *Ueber das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuscheln* (Cardium edule). (Morph. Jahrb., Bd XII, 1886, p. 171.)

(7) Deshayes, *Histoire naturelle des Mollusques. Acéphales.* (Exploration de l'Algérie, t. I, 1848, p. 374.)

(8) Deshayes, *loc. cit.*, p. 338.

(9) Stempell, *Ueber das sog. sympathische Nervensystem der Muscheln.* (Festschr. medic.-naturw. Gesellsch Münster, 1912, p. 8.)

Le nerf péripalléal de *Solen vagina* offre, de chaque côté, 12 ou 13 ganglions (¹). Le nerf palléal postérieur, avant sa bifurcation, donne une branche forte et longue, allant jusqu'à la commissure du manteau chez *S. ensis*; sur un individu, cette branche manquait et était suppléée par une branche d'un nerf voisin (²).

Le nerf palléal postérieur de *Teredo norvegica* émet 1 *ou* 2 filets très fins aussitôt après s'être détaché du ganglion viscéral; le nerf siphonal y montre 8 *ou* 9 ganglions; le nerf cardiaque aboutit à 2 petits ganglions accolés, donnant 3 *ou* 4 filets nerveux (³).

h) Système nerveux stomato-gastrique. — Les nerfs sympathiques, naissant de la commissure buccale chez *Lutraria tenuis*, sont souvent inégaux en grosseur de l'un à l'autre côté; une fois, il a été vu un nerf œsophagien naissant du connectif cérébro-buccal (⁴). Au côté droit, la commissure buccale sortait directement du court connectif cérébro-buccal, dans *un* individu de *Cyamium antarcticum*, et envoyait de ce côté un nerf à l'œsophage (⁵).

Chez *Anodonta (sp.)*, le système nerveux stomato-gastrique est très variable (⁶). Dans *A. cellensis*, le premier nerf gastrique notamment a un parcours inconstant; le troisième nerf gastrique est parfois uni sur une certaine longueur au deuxième nerf gastrique; le plexus solaris présente des nerfs différents suivant les individus (⁷).

(¹) Blanchard, *Observations sur le système nerveux des Mollusques Acéphales testacés ou Lamellibranches.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 3ᵉ série, t. III, p. 335.)

(²) Deshayes, *loc. cit.*, p. 172.

(³) De Quatrefages, *Mémoire sur le genre Taret.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 3ᵉ série, t. XI, 1849, respectivement pp. 66, 67 et 68.)

(⁴) Stempel, *loc. cit.*, p. 8.

(⁵) *Ibid.*, p. 7.

(⁶) Keber, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere.* Königsberg, 1851, p. 106.

(⁷) Splittstoesser, *loc. cit.*, respectivement pp. 450, 451 et 452.

Dans *Dreissensia polymorpha*, les ganglions « latéraux », situés sur la commissure viscérale, sont reliés l'un à l'autre et donnent naissance à un réseau destiné aux organes de la vie végétative ; au point de confluence de leurs deux troncs d'union sortent 2 *ou* plusieurs filets [1].

D. **Céphalopodes.** — *a*) Nerfs cérébraux. — Les ganglions supra-œsophagiens antérieurs (buccaux antérieurs) donnent de chaque côté, chez *Sepia officinalis*, 4 *ou* 5 nerfs aux téguments circumoraux [2].

De chaque côté, chez *Ommatostrephes todarus*, il part du petit renflement dit « ganglion olfactif », situé sur le pédoncule oculaire, 2 *ou* 3 nerfs se rendant à la peau de la tête [3].

b) Nerfs pédieux. — Le gros nerf pédieux latéral, innervant les tentacules pré- et postoculaires, innerve aussi *parfois* des cirres de tentacules digités, chez *Nautilus pompilius* [4]. Les gros nerfs des bras donnent à leur base des nerfs interbrachiaux et des nerfs antérieurs de la tête; mais tous ces nerfs sont inconstants : tantôt présents, tantôt absents sur le nerf du deuxième bras, tantôt au nombre de 1, 2 ou 3 sur le nerf du premier bras, dans *Opisthoteuthis depressa* [5]. De chaque ganglion des nerfs brachiaux de *Argonauta argo* naissent des nerfs en nombre variable [6].

---

(1) Toureng, *Sur le système nerveux du* Dreissensia polymorpha. (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CXVIII, 1894, p. 544.)

(2) von Jhering, *Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken*. Leipzig, 1877, p. 254.

(3) Hancock, *On the Nervous System of* Ommatostrephes todarus. (Ann. Mag. Nat. Hist., 2e série, t. X, 1852, p. 8.)

(4) Griffin, *The Anatomy of* Nautilus pompilius. (Mem. Nat. Acad. of Sci. Washington, vol. VIII, 1900, p. 190.)

(5) Meyer, *Die Anatomie von* Opisthoteuthis depressa. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXXXV, 1906, p. 248.)

(6) Van Beneden, *Mémoire sur l'Argonaute*. (Mém. Acad. Belg., t. XI, 1838, p. 15.)

c) Nerfs de la commissure viscérale. — Le nerf palléal intérieur (postérieur) de *Sepia officinalis* émet de 25 à 30 rameaux ([1]). Le nombre de nerfs sortant de la périphérie du gros ganglion du nerf palléal (ganglion « étoilé ») varie suivant les individus dans les diverses espèces de Dibranches : 7 ou 8 chez *Illex illecebrosus*, 12 ou encore quelques-uns en plus chez *Ommatostrephes* et *Stenotheutis* ([2]); chez *Rossia macrosoma*, environ 21 ([3]) ; chez *Sepiola rondeleti*, 10 à 12 ([4]); chez *Sepia officinalis*, « ordinairement » 14 ([5]) et jusqu'à 20 ou 25 ([6]) ; chez *S. biserialis*, de 14 à 19, d'après mes propres observations (fig. 146) : chez *Eledone moschata*, une douzaine ou davantage ([7]) ; chez *Argonauta argo*, environ 15 ([8]).

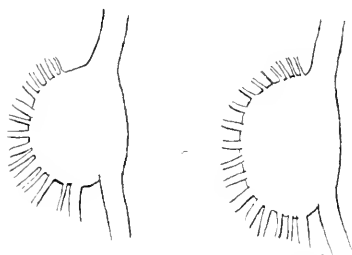


Fig. 146. — *Sepia biserialis*, ganglion étoilé droit de deux individus différents, montrant des nerfs palléaux en nombre inégal. — Original.

Le nerf de la nageoire est divisé en « environ » 7 rameaux dans *Rossia macrosoma* ([9]).

([1]) Hillig, *Das Nervensystem von* Sepia officinalis *L.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd CI, 1912, p. 774.)

([2]) Richter, *Das Nervensystem der Oegopsiden.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd CVI, p. 356.)

([3]) Winkler, *Untersuchungen über des Nervensystem und das Blutgefässsystem von* Rossia macrosoma *d'Orb.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd. CXIV, p. 675.)

([4]) Schkaff, *Zur Kenntniss des Nervensystems der Myopsiden.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd CIX, 1914, p. 609.)

([5]) Chéron, *Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes Dibranches.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 5e série, t. V, p. 57 [la fig. 16, pl. II, en montre 13].) — D'autre part, le nombre 14 est aussi représenté par Garner, *On the Nervous System of Molluscous Animals.* (Trans. Linn. Soc. London, vol. XVII, pl. XXVII, fig. 1, II.)

([6]) Hillig, *loc. cit.*, p. 773.

([7]) Chéron, *loc. cit.*, p. 27 (la fig. 2, pl. I, en indique 14); environ 14 chez *E. cirrosa*, d'après Isgrove (Eledone [Proc. and Trans. Liverpool Biol. Soc., vol. XXIII, 1909, p. 544]).

([8]) Pfefferkorn, *Das Nervensystem der Octopoden.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd CXIV, p. 470.)

([9]) Winkler, *loc. cit.*, p. 675.

Le nerf de la veine cave, chez *Nautilus pompilius*, naît parfois isolément de la commissure viscérale, parfois en commun avec le grand nerf viscéral; un même individu peut présenter, à droite et à gauche, les deux dispositions simultanément (¹).

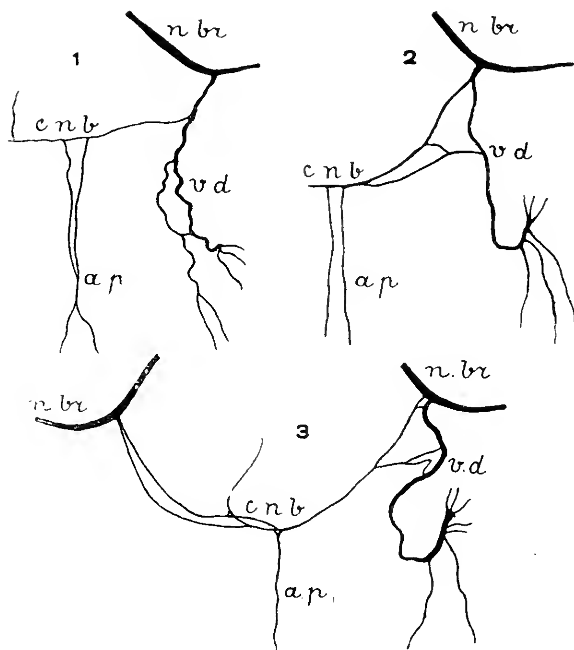


Fig. 147, **1**, **2**, **3**. — *Illex illecebrosus*, mâle, trois exemples de variation dans l'origine du nerf du vas deferens, vue ventrale. *a. p*, nerf de l'artère postérieure; *c. n. b*, commissure des nerfs branchiaux; *n. br*, nerf branchial; *v. d*, nerf du vas deferens. — D'après Richter.

Le nerf génital (mâle ou femelle) varie beaucoup dans *Illex illecebrosus*, soit qu'il constitue 2 nerfs ou 1 nerf impair; l'origine du nerf du vas deferens hors du nerf branchial y varie aussi : il naît ou bien séparé ou bien fusionné avec la commissure des nerfs branchiaux (²) (fig. 147).

(¹) Griffin, *loc. cit.*, p. 190, pl. XI, fig. 15 et 21.
(²) Richter, *loc. cit.*, respectivement pp. 342, 343 et 344, et fig. 13, p. 343.

Le grand nerf palléal, chez *Ommatostrephes todarus*, sort des centres viscéraux avec 2 *ou* 3 nerfs qui se distribuent au manteau ; dans la même espèce, le gros nerf viscéral, avant de se renfler en ganglion branchial, donne 1 ou 2 nerfs aux organes génitaux (1).

Chez *Inioteuthis morsei*, à la jonction du nerf palléal et du bord extérieur du ganglion étoilé, le premier se subdivise en rameaux dont le nombre est de 5 *ou* 6 (2).

Le premier renflement ganglionnaire sur le grand nerf viscéral (ganglion « fusiforme ») émet 4 *ou* 5 rameaux chez *Eledone moschata* : le renflement correspondant de *Sepia officinalis* donne 2 *ou* 3 filets (3).

Le nerf viscéral, peu avant de passer de la veine cave au sac rénal, donne un nerf au côté externe de la veine cave et *souvent* aussi un faisceau de 3 *ou* 4 fins nerfs se distribuant à la paroi antérieure du sac rénal dorsal chez *Rossia macrosoma* (4). Le nerf de la branchie présente de 10 à 12 ganglions chez *Eledone moschata* (5). Le nerf viscéral de la glande nidamentaire se bifurque, ou bien tout aussitôt après son origine, ou bien seulement à la limite entre la glande nidamentaire proprement dite et la glande nidamentaire accessoire, chez *Sepia officinalis* (6).

Les ganglions buccaux (stomato-gastriques) de *Sepiola rondeleti* varient de position : ils sont tantôt en avant des ganglions supra-œsophagiens antérieurs, tantôt au-dessous d'eux (7). Le grand nerf sympathique de *Illex illecebrosus* naît généralement

---

(1) HANCOCK, *On the nervous system of* Ommatostrephes todarus. (ANN. MAG. NAT. HIST., 2e série, vol. X, 1852, respectivement pp. 8, 9 et 10.)

(2) APPELLÖF. *Japanska Cephalopoder.* (SVENSK. AKAD. HANDL., t. XXI, 1886.)

(3) CHÉRON, *loc. cit.*, respectivement pp. 26 et 54.

(4) WINKLER, *loc. cit.*, p. 670.

(5) CHÉRON, *loc. cit.*, p. 22.

(6) HILLIG, *loc. cit.*, p. 766.

(7) SCHKAFF, *Zur Kenntniss des Nervensystems der Myopsiden.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd CIX, 1914, p. 624.)

par une racine double, parfois par une racine simple ([1]). Dans *Sepia officinalis*, ces nerfs sympathiques donnaient à leur origine, sur un individu, un rameau intérieur anastomosé au nerf de l'autre côté ([2]). Il y a, chez *Opisthoteuthis depressa*, quelque variation dans les cordons unissant les ganglions buccaux au ganglion stomacal : ils sont au nombre de 7 *ou* 8 rameaux sur la paroi de l'œsophage et ils s'unissent en branches de nombre variable suivant les individus ([3]).

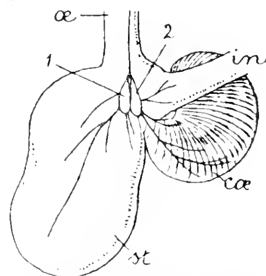


Fig. 148. — *Sepia officinalis*, estomac et ganglion stomacal anormal, vue ventrale. *cœ*, cæcum spiralé ; *in*, intestin ; *œ*, œsophage ; *st*, estomac (gésier) ; 1 et 2 ganglions remplaçant l'unique ganglion stomacal normal : 1, innervant le « gésier » ; 2, innervant le cæcum spiral et le rectum. — D'après Chéron.

Le ganglion stomacal de *Ommatostrephes todarus* envoie 2 *ou* 3 rameaux à la partie cardiaque du gésier et 2 *ou* 3 grands nerfs à la partie postérieure de ce gésier ([4]). Le ganglion stomacal de *Sepia officinalis*, normalement échancré, a été rencontré exceptionnellement double ([5]) : cette anomalie ne doit pas être très rare, car j'ai observé également ce ganglion divisé en deux, dans la même espèce, en 1884 (fig. 148). Dans *Argonauta argo*, le ganglion stomacal donne 3 *ou* 4 filets longeant le conduit du foie ([6]) ; il y a 4 ou 5 nerfs stomacaux dorsaux et de 3 à 5 nerfs stomacaux ventraux dans *Rossia macrosoma* ([7]).

---

(1) Richter, *loc. cit.*, p. 385.
(2) Hillig, *loc. cit.*, p. 790, et fig. 3, p. 752.
(3) Meyer, *Die Anatomie von* Opisthoteuthis depressa (*Ijima und Ikeda*). (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXXXV, 1906, p. 253.)
(4) Hancock, *loc. cit.*, p. 11.
(5) Chéron, *loc. cit.*, p. 66.
(6) Van Beneden, *Mémoire sur l'Argonaute.* (Mém. Acad. Belgique, t. XI, 1839, p. 17.)
(7) Winkler, *loc. cit.*, pp. 690 et 691.

On peut remarquer que chez les Gastropodes, Lamellibranches et Céphalopodes, la plus grande variabilité s'observe dans la partie *viscérale* (commissure viscérale avec ses ganglions et ses nerfs) du système nerveux; et que là même où il y a symétrie normale (Lamellibranches et Céphalopodes), on y rencontre des cas fréquents d'asymétrie. Tandis que les parties cérébrale et pédieuse du système nerveux, tout autant étudiées, n'ont révélé que des variations bien moins nombreuses ([1]).

12. — ORGANES DES SENS.

Yeux.

A. **Amphineures.** — Dans diverses espèces où les yeux palléaux sont rangés en ligne, on a rencontré des variations de leur disposition et de leur nombre; par exemple :

Chez *Schizochiton incisus,* où chaque valve non extrême présente une rangée d'yeux, il arrive que dans une rangée il y ait deux yeux situés l'un à côté de l'autre (au lieu d'un seul) ou bien qu'il y ait un œil manquant, enfin qu'une valve porte, d'un côté, deux rangées au lieu d'une ([2])

([1]) Cette particularité a déjà été signalée au sujet de Pulmonés (*Limax*), par Schmidt (*Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. — Die Entwicklung des Nervensystems*. Dorpat, 1891, p. 16 : où il note un contraste au point de vue de la variabilité, entre les parties cérébrale et pédieuse d'une part, et viscérale d'autre part, dans le système nerveux de *Limax agrestis :* les premières montrant seulement des différences individuelles peu importantes, telles que minimes variations dans l'origine des nerfs, ou l'union en une racine, de deux nerfs habituellement indépendants, tandis que la dernière offre de nombreuses et considérables variations, non seulement d'amples déplacements de l'origine des nerfs, mais souvent des différences importantes dans la forme des ganglions eux-mêmes).

([2]) Moseley, *On the presence of eyes in the Shells of certain Chitonidae, and on the structure of these organs*. (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XXV, 1885, pp. 51 et 57.) — Cette variation a été confirmée par Plate (*Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen* [Zool. Jahrb., Suppl. IV, 1897, p. 216]), qui a vu de ces rangées partiellement dédoublées ou trifurquées.

(fig. 149 et 150) ; chez *Tonicia fastigiata* (où tant qu'il n'y a pas plus d'une dizaine ou d'une douzaine d'yeux par rangée, il n'y a aussi qu'une rangée simple sur chaque valve), il arrrive de

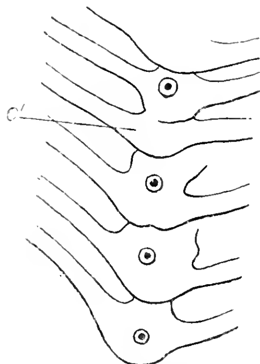


Fig. 149. — *Schizochiton incisus*, partie d'une rangée d'yeux palléaux, fortement grossie ; *o'*, place d'un œil manquant. — D'après Moseley.

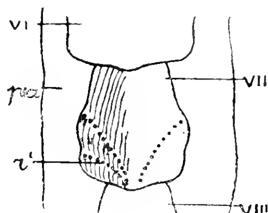


Fig. 150. — *Schizochiton incisus*, partie postérieure d'un individu présentant deux rangées d'yeux à gauche, sur la septième valve ; vue dorsale. *pa*, manteau ; *r'*, rangée supplémentaire ; VI, VII, VIII, sixième, septième et huitième valves. — D'après Moseley.

même que sur l'une ou l'autre valve centrale, avant que ce nombre 10 ou 12 soit atteint, on trouve à la place d'un œil unique, deux yeux étroitement juxtaposés (fig. 151).

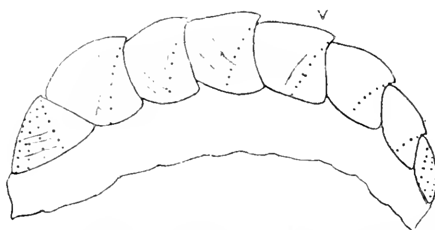


Fig. 151. — *Tonicia fastigiata*, individu présentant deux yeux au lieu d'un à gauche, sur la cinquième valve ; vu du côté gauche. V, cinquième valve. — Original.

Chez *Callochiton puniceus*, le nombre d'yeux dans chaque champ latéral des valves intermédiaires varie de 80 à 90 [1].

---

[1] Plate, *loc. cit.*, partie *B*, 1899, p. 181.

B. **Gastropodes.** — *a*) Situation. — Sa distance à l'épiderme varie parfois, l'œil étant plus *ou* moins profond chez le parasite *Mucronalia variabilis* ([1]). Sa distance à la ligne médiane peut varier également : un embryon de *Purpura lapillus* a montré deux yeux médians contigus ([2]). Enfin, sa situation sur le tentacule peut varier aussi, soit au point de vue de la hauteur ou de l'orientation : chez *Helix rufescens*, on a observé un œil presque à la base du tentacule ([3]); et chez *Planorbis corneus*, l'œil gauche s'est trouvé une fois sur la face dorsale du tentacule au lieu d'être au côté intérieur de sa base ([4]).

b) Absence de pigment rétinien. — Dans les individus albinos véritables de diverses espèces (voir plus haut, I, 1, 2°, p. 147).

c) Nombre des yeux. — Dans diverses espèces de Gastropodes, il a été observé occasionnellement plus de deux yeux. Bien que Bateson n'en mentionne que 5 exemples, on peut dire que toute espèce examinée en nombre suffisant présente des exemples de cette variation; j'en ai rencontré, pour ma part, des cas dans 12 espèces différentes et elle a été constatée en tout dans 18 Streptoneures, 3 Nudibranches et 6 Pulmonés (plus d'une fois chez plusieurs d'entre elles) :

Subemarginula clausa, avec deux yeux de chaque côté ([5]).

Patella vulgata, plusieurs cas connus d'yeux supplémentaires

([1]) Nierstrasz, *Parasitische und kommensalistische Mollusken aus Holothurien*, in Voeltzkow, *Reise in Ostafrica*, Bd IV, 1913, p. 396.

([2]) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 38.)

([3]) Clessin, *Ueber Missbildungen der Mollusken und ihrer Gehäuse*. (Ber. Naturhist. Ver. Augsburg, Bd XXII, 1873, p. 37.)

([4]) Simroth, *Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere*. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd XXVI, 1876, pl. XV, fig. 11 B.)

([5]) Fischer, *Observations anatomiques sur des Mollusques peu connus*. (Journ. de Conch., t. V, 1856, pl. XI, fig. 4 [figure reproduite dans *Manuel de Conchyliologie*, p. 108, fig. 103].)

(1 ou 2), souvent accompagnant un tentacule supplémentaire (fig. 152) [1].

Turbo tuberculatus, un exemplaire avec deux yeux à droite [2].

Photinula violacea, un individu avec deux yeux du côté gauche [3].

Trochus zizyphinus, une fois avec un œil supplémentaire d'un côté [4], une autre fois avec deux yeux supplémentaires à côté de l'œil droit [5].

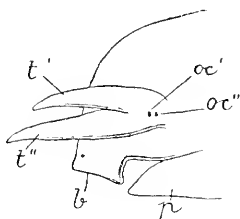


Fig. 152. — *Patella vulgata*, partie antérieure d'un individu à tentacules bifurqués et avec deux yeux à gauche, vu du côté gauche. *b*, bouche ; *oc'*, *oc''*, yeux gauches ; *p*, pied ; *t'*, *t''*, tentacules gauches. — D'après Pelseneer.

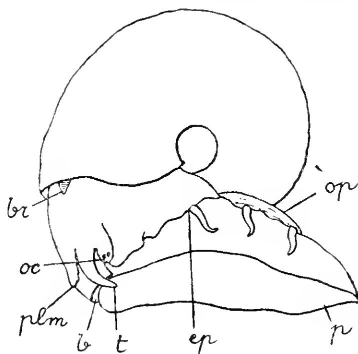


Fig. 153. — *Gibbula cinerea*, individu possédant deux yeux au côté droit, vu du côté droit. *b*, bouche ; *br*, branchie ; *ep*, épipodium ; *oc*, yeux gauches ; *op*, opercule ; *p*, pied ; *plm* palmette ; *t*, tentacule. — Original.

T. (Gibbula) cinereus, un individu portant deux yeux au côté droit (fig. 153).

---

(1) Fischer, *Note sur une monstruosité de l'animal de* Patella vulgata. (Journ. de Conch., t. XII, 1864, p. 89.) — Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches)*. (Résult. voy. Belgica, 1903, p. 39, pl. IV, fig. 34 à 37.)

(2) Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*, t. III, p. 218, pl. IX, fig. 3.)

(3) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches)*. (Loc. cit., p. 39, pl. IV, fig. 40.)

(4) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 39.)

(5) Randless, *Meristic variation in* Trochus zizyphinus. (Nature, vol. LXV, 1902, p. 535.)

T. (Gibbula) umbilicaris, sur bien des centaines d'adultes, trois spécimens ont montré un œil supplémentaire d'un côté (droit ou gauche); dans l'un des trois cas, les deux yeux du même côté étaient très distants.

Neritina fluviatilis, un individu avait deux yeux à la base d'un tentacule ([1]).

Littorina obtusata, un individu avec deux yeux juxtaposés au

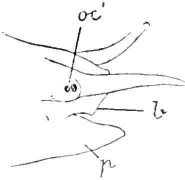


Fig. 154. — *Littorina obtusata,* tête d'un individu pourvu de deux yeux à droite, vu du côté droit. *b,* bouche; *oc',* œil supplémentaire droit; *p,* pied. — Original.

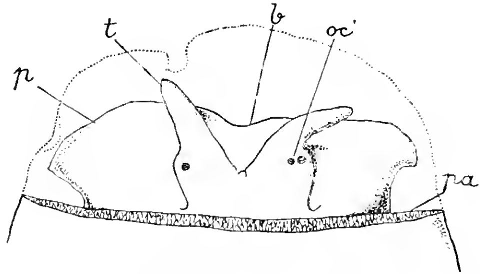


Fig. 155. — *Lamellaria patagonica,* partie antérieure d'un individu avec un œil supplémentaire à droite, vue dorsale (la partie antérieure du manteau est enlevée). *b,* bouche; *oc',* œil supplémentaire droit; *p,* pied; *pa,* manteau; *t,* tentacule. — Original.

bord d'un tentacule médian supplémentaire bifide ([2]); un autre spécimen avec le tentacule gauche trifurqué (fig. 71, III) et portant deux yeux, le nerf tentaculaire étant double sur toute sa longueur ([3]); un troisième, avec deux yeux voisins à la base de tentacule droit indivis (fig. 154).

Lamellaria patagonica, un individu avec deux yeux à droite (fig. 155).

([1]) Lenssen, *Système nerveux, etc., de la* Neritina fluviatilis. (La Cellule, t. XX, 1902, p. 299.)

([2]) Duprey, fide Jeffreys, *Proc. Zool. Soc. London,* 1883, p. 112.

([3]) Pelseneer, *Sur l'œil de quelques Mollusques Gastropodes.* (Mém. Soc. belge Microsc., t. XVI, 1891, p. 74.)

Oncidiopsis chorys, un spécimen avec un œil supplémentaire à gauche (fig. 156) sur un tentacule bifide ([1]).

Murex erinaceus, un exemplaire avec deux yeux bien développés sur un tentacule ([2]).

Buccinum undatum, un jeune à l'éclosion portant deux yeux très voisins, sur le tentacule droit; un embryon a aussi été trouvé conformé de la même façon (voir plus loin, 2, 9°, fig. 258).

Purpura lapillus, un individu portait deux yeux rapprochés sur le tentacule droit (fig. 157); la multiplicité des yeux est assez fréquente chez les embryons (voir plus loin, 1re partie, 7).

Nassa reticulata (forme typique) de Boulogne-sur-Mer (port en eau profonde), 9 exemplaires (sur 736) portaient deux yeux sur un tentacule, soit environ 1 sur 82; chez *tous*, l'œil supplémentaire se trouvait sur le tentacule droit (on sait, voir p. 109, que ce tentacule est celui qui est le plus souvent amputé; il est donc possible qu'il y aurait là une duplication consécutive à une régénération). L'un de ces 9 *Nassa* avait ces deux yeux de droite très distants l'un de l'autre (fig. 157bis), tandis que chez les autres ces organes étaient presque contigus. Un autre individu présentait aussi deux yeux à droite, mais sur deux tentacules distincts, situés l'un derrière l'autre (fig. 73, plus haut).

Nassa reticulata (var. *nitida*), un spécimen pouvu de deux yeux sur le tentacule droit ([3]). *N. obsoleta*, un individu avec

---

(1) BALCH, *Proliferation of Eyes on an anormal Tentacle of a new species of marine Gastropod.* (SCIENCE, 2e série, vol. XXXI, 1910.) — BALCH, *On a new labradorean species of* Onchidiopsis, *a genus of Mollusks new to eastern North America; with remarks on its relationships.* (PROC. U. S. NAT. MUSEUM, vol. XXXVIII, 1910, p. 473, pl. XXII, fig. 5.)

(2) CARRIÈRE, *Die Sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt.* Munich et Leipzig, 1885, p. 19, fig. 16.

(3) JEFFREYS, *British Conchology*, t. IV, p. 349.

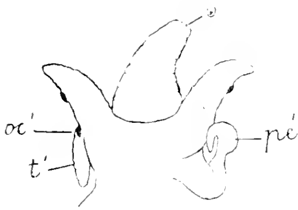


Fig. 156. — *Oncidiopsis chorys,* tête d'un individu présentant à gauche un tentacule supplémentaire avec un troisième œil de structure complexe, vue dorsale. *b,* bouche ; *oc'*, œil supplémentaire gauche ; *pé*, pénis ; *t'*, tentacule supplémentaire gauche. — D'après Balch.

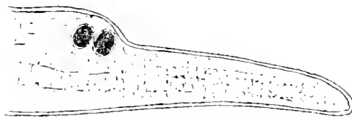


Fig. 157. — *Purpura lapillus,* tentacule droit d'un individu trioculé, vue extérieure. — Original.

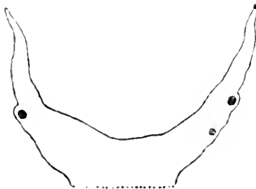


Fig. 157bis. — *Nassa reticulata,* tête d'un individu portant à droite un second œil, postérieur, et fort distant de l'œil normal, vue dorsale. — Original.

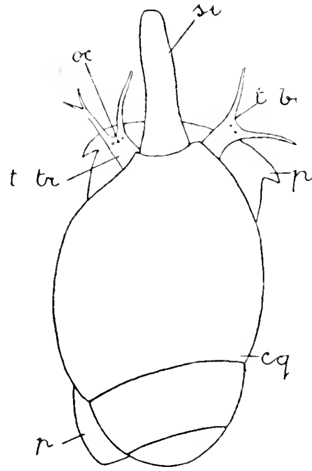


Fig. 158. — *Nassa obsoleta,* individu à cinq yeux et à quatre tentacules, dont un branchu, vu dorsalement. *cq*, coquille ; *oc*, les trois yeux gauches ; *p*, pied ; *si*, siphon palléal ; *t. bi*, tentacule droit bifurqué ; *t. tr*, tentacule gauche trifurqué. — D'après Dimon.

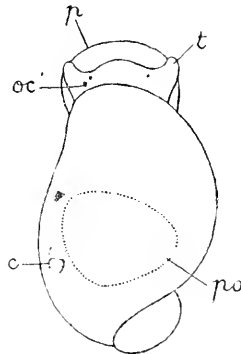


Fig. 159. — *Limnaea auricularia,* jeune nouvellement éclos, pourvu de trois yeux, vu dorsalement, × 40. *c,* cœur ; *oc'*, œil supplémentaire gauche ; *p*, pied ; *po*, poumon, rendu visible par l'air qu'il a absorbé ; *t*, tentacule droit. — Original.

deux yeux sur le tentacule gauche bifide ([1]) ; un autre avec deux yeux sur le tentacule droit bifide et trois yeux sur le tentacule gauche trifurqué ([2]) (fig. 158). *N. mutabilis*, deux yeux voisins sur le tentacule droit d'un exemplaire ([3]).

Parmi les Nudibranches, les trois formes suivantes ont présenté un œil supplémentaire : *Phidiana lynceus*, à droite (et peut-être aussi à gauche) ([4]); *Doriopsis areolata* ([5]) ; *Hermaea bifida* ([6]), à l'éclosion.

Chez les Pulmonés aquatiques, la variation du nombre des yeux céphaliques paraît fort rare : sur trois espèces de *Limnaea* (*L. stagnalis*, *L. palustris* et *L. peregra*), dont pour chacune 500 exemplaires adultes ont été examinés à ce point de vue, ainsi que sur plus de 2,000 *Planorbis corneus*, pas un seul individu ne s'est trouvé avec plus ou moins de deux yeux ; et sur de nombreux milliers d'embryons de Gastropodes d'eau douce, un seul *Limnaea auricularia* nouveau-né a été rencontré pourvu de deux yeux au côté gauche (fig. 159).

Chez les Pulmonés terrestres, on a observé un œil supplémentaire dans les espèces suivantes : *Helix kermorvani*, un exemplaire avec deux yeux sur le tentacule gauche ([7]) ; *H. ericetorum*, un spécimen avec deux yeux d'un côté et un nerf bifur-

---

([1]) DIMON, *Quantitative Study of the Effect of Environment upon the forms of* Nassa obsoleta *and* Nassa trivittata *from Cold Spring Harbor, Long Island.* (BIOMETRIKA, vol. II, 1902, p. 33, fig. 4.)

([2]) DIMON, *The Mud Snail :* Nassa obsoleta, *Cold Spring Harbor Monographs.* (BROOKLYN INST. ARTS AND SCI., 1905, pl. I, fig. 6.)

([3]) HANKO, *Ueber Missbildungen bei* Nassa mutabilis (*L.*). (ZOOL. ANZ., Bd XXXIX, p. 721, et fig. 5, p. 722.)

([4]) BERGH, *Beiträge zur Kenntniss der Aeolidiaden.* I. (VERH. ZOOL.-BOT. GESELLSCH. WIEN, Bd XXIV, 1873, p. 617, pl. IX, fig. 7.)

([5]) BERGH, *Die cladohepatischen Nudibranchien.* (ZOOL. JAHRBÜCH. [SYST.], Bd V, 1890, p. 15, note 1.)

([6]) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (MÉM. ACAD. BELG., t. III, 1911, p. 109.)

([7]) D'après SAINT-SIMON (MOQUIN-TANDON, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France,* t. I, p. 322, pl. XI, fig. 10).

qué pour ces deux yeux [1]; *H. hortensis*, un individu portant deux yeux sur le tentacule gauche bifurqué [2] (fig. 160).

Clausilia bidens, un spécimen ayant le tentacule postérieur droit bifide avec deux yeux [3].

Succinea putris, deux yeux au lieu d'un, souvent après régénération [4]; après régénération, le cas a été signalé aussi chez d'autres Pulmonés, comme *Helix arbustorum* [5] et *H. pomatia* [6], tandis que dans d'autres formes, il a été reconnu que la duplicité de l'œil est parfois congénitale (voir plus loin, Ire partie, II, 7).

En dehors des Stylommatophores, où l'œil est au sommet du tentacule et où il est dédoublé quand le tentacule lui-même est bifurqué, les yeux multiples sont généralement très voisins, l'un contre l'autre, parfois très étroitement liés, montrant qu'ils proviennent vraisemblablement de la division d'une ébauche unique.

d) Réduction du nombre. — J'ai observé, chez *Purpura lapillus* et chez *Odostomia rissoides* (fig. 161), un exemplaire pourvu d'un seul œil, mais à tentacules normaux. Un spécimen de *Nassa mutabilis* a été signalé avec un tentacule sans œil, ce tentacule, il est vrai, étant très court et résultant peut-être d'un traumatisme [7]. Enfin, dans *N. reticulata*, j'ai rencontré quelques individus à un seul œil, normaux pour le reste, l'œil présent étant chaque fois à gauche, sauf dans un seul cas.

---

(1) Wiegmann, *Die Verdoppelung eines Auges bei einer* Helix. (Nachrichtsbl. deutsch. Malak. Ges., Bd XXXVII, 1905, p. 35, fig. p. 37.)

(2) Guignon, Helix hortensis *avec ommatophore dichotomée.* (Feuille jeunes Natur., XXVIe année, 1896, p. 240, figure.)

(3) Sarrat (d'après Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. I, p. 322, pl. XXIII, fig. 24).

(4) Rieper, *Ann. Soc. Zool. et Malacol. Belg.*, t. XLVII, 1913, p. 173, pl. IV, fig. 13.

(5) Techow, *Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden.* (Arch. Entwicklungsmech., Bd XXXI, 1911, p. 383.)

(6) Bonnet, *Œuvres complètes d'histoire naturelle et de philosophie.* Genève, t. V, 1re partie, 1781, p. 279 : 2 yeux (pl. IV, fig. 16) : et p. 283 : 3 yeux (pl. IV, fig. 21).

(7) Hanko, *Ueber Missbildungen bei* Nassa mutabilis. (Zool. Anz., Bd XXXIX, 1912, p. 722, fig. 7.)

De même, on a signalé plusieurs exemples de *Helix pomatia* à un seul œil, l'un notamment avec un seul nerf optique (1); un autre avec le tentacule gauche sans œil, ni nerf optique, ni ganglion tentaculaire, tandis qu'un troisième présentait un tentacule gauche non invaginable et sans œil (2).

Un œil manquait encore au *Limnaea auricularia* bicéphale

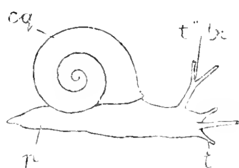


Fig. 160. — *Helix hortensis* à tentacule postérieur gauche bifurqué, vu du côté droit. *cq*, coquille; *t'*, tentacule antérieur droit; *t''*, tentacule postérieur gauche bifurqué et bioculé. — D'après Guignon.

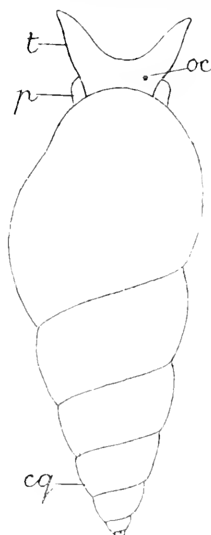


Fig. 161. — *Odostomia rissoides*, individu avec un seul œil, vu dorsalement. *cq*, coquille; *oc*, œil droit; *p*, pied; *t*, tentacule gauche. — Original.

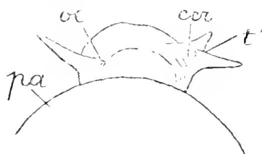


Fig. 162. — *Physa fontinalis*, tête d'un spécimen à tentacule droit bifide et anophtalme, vue dorsale. *ccr*, concrétion; *oc*, œil gauche; *pa*, manteau; *t'*, tentacule droit bifide. — Original.

signalé par Moquin-Tandon, sans œil au tentacule gauche de la petite tête (voir plus haut, 3, p. 106), et aussi à un *Physa fontinalis* double, observé avant l'éclosion (voir plus loin, Ire partie, II). Enfin, j'ai rencontré un *P. fontinalis* adulte avec le tentacule droit bifide, sans œil (fig. 162).

---

(1) Hoffmann, *Beiträge zur Teratologie der Schnecken*. (Zool. Anz., Bd XXXIX, 1912, p. 250.)

(2) Yung, *Anatomie et malformations du grand tentacule de l'Escargot*. (Rev. suisse de Zool., t. XIX, 1911, p. 375, respectivement pl. IX, fig. 30, et pl. IX, fig. 21.)

e) Disparition complète des yeux. — J'ai observé un *Odostomia rissoides* avec les deux tentacules anophtalmes (il était, comme ses congénères, également photophobe ou négativement phototropique) ; chez *Ringicula auriculata*, les yeux seraient « absents ou présents » (1).

f) Variation de la couleur de l' « iris ». — Dans *Strombus lambis*, il a été constaté que cet iris peut être jaune avec un cercle noir, ou vert avec deux cercles noirs (2).

g) Variation des yeux palléaux des Oncidiidae. — Leur nombre varie dans la même espèce, suivant les localités ; ainsi chez *Oncidium ambiguum*, il y en a de 3 à 6 ou bien de 12 à 33 ; le nombre n'augmente pas avec la taille : quand les yeux sont en groupe sur une papille, il y en a de 2 à 4, rarement jusqu'à 7 ou 8 ; enfin, dans une même espèce, au même endroit, le nombre minimum est de 11, le maximum de 73 (*O. verruculatum*) (3).

O. vaigiense, *O. marmoratum*, *O. nigrum* possèdent seulement un groupe de 3 ou 4 yeux ; *O. martensi* présente de 70 à 80 yeux isolés et, en plus, environ 12 yeux couplés (4).

Il y a d'ailleurs des espèces de *Oncidium* à yeux dorsaux, où l'on rencontre des individus sans yeux (5).

C. **Lamellibranches.** — Le nombre des yeux palléaux est variable chez toutes les espèces de *Pecten*, notamment chez *P. groenlandicus*, où il n'y en a que du côté gauche seulement : généralement 5, une fois 4 seulement, le postérieur

---

(1) Watson, *Sur l'animal de* Ringicula auriculata. (Journ. de Conchyl., t. XXVII, 1878, pp. 312-313.)

(2) Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*, t. III, pp. 61 et 62.

(3) Semper, *Ueber Schneckenauge von Wirbelthiertypus*. (Arch. f. mikr. Anat., Bd XIV, 1877, p. 121.)

(4) Plate, *Studien über Opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden.* (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd VII, 1893, pp. 156 et 157.)

(5) Tenison-Woods, *On the anatomy and life-history of Mollusca peculiar to Australia*. (Proc. Roy. Soc. New South Wales, vol. XXII, 1889, p. 139.)

manquant [1]. Toutefois, l'âge n'est pas la cause de l'augmentation de leur nombre; ainsi, un *P. islandicus* de 8cm5 présentait 38 et 25 yeux sur les côtés respectivement gauche et droit; un autre de 1cm7, 39 et 27; un *P. striatus* de 2cm3, 40 et 29 yeux; un autre de 1cm3, 38 et 26 [2].

Cette variabilité du nombre des yeux palléaux chez des individus de même âge a été reconnue dans diverses espèces, par exemple dans *P. opercularis,* 35 à 40; *P. varius,* 30 à 35; *P. similis,* 16 à 20 [3].

Un œil imparfaitement divisé en deux a été observé dans un *Pecten sp.* [4].

La variabilité du nombre des yeux palléaux se rencontre encore dans les *Arca*; ainsi, par exemple, *A. tetragona* porte de chaque côté de 25 à 30 yeux à facettes [5]. De même, il y en a de 17 à 25 à gauche et de 20 à 30 à droite chez *Pectunculus* (probablement *P. glycimeris*) [6].

Les yeux palléaux antérieurs des *Arca* (yeux invaginés) ne sont pas non plus en nombre constant : 1 ou 2 de chaque côté dans *A. decussata*; 1 à 3 chez *A. nivea*; 1 à 3 chez *A. navicularis*; 1 à 5 chez *A. antiquata* [7].

---

(1) PELSENEER, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga,* partie anatomique, 1911, p. 31.

(2) SCHREINER, *Die Augen bei* Pecten *und* Lima. (BERGENS MUS. AARBOG, 1896, p. 9.) — PATTEN (*Eyes of Molluscs and Arthropods* [MITTH. ZOOL. STAT. NEAPEL, Bd VI, 1886, p. 575]) a déjà signalé qu'après l'acquisition d'une taille très modérée, il n'y a plus de formation d'yeux nouveaux dans les *Pecten.*

(3) CLARK, *A History of the british marine Testaceous Mollusca,* 1855, respectivement pp. 46, 48 et 51.

(4) BRINDLEY, *On the nature and relation between the size of certain animals and the size and number of their sense-organs.* (PROC. CAMBRIDGE PHIL. SOC., vol. VII, 1891, pp. 96 et 97.)

(5) PATTEN, *loc. cit.,* p. 548; d'après CLARK, *loc. cit.,* p. 66 (il y en aurait environ 40).

(6) PATTEN, *loc. cit.,* p. 566.

(7) PELSENEER, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga,* partie anatomique, 1911, p. 14.

Les taches oculaires palléales de *Aenigma aenigmatica* varient en nombre dans les différents individus ([1]).

Les yeux des tentacules palléaux postérieurs de *Cardium* présentent des variations fréquentes : dans *C. muticum*, il y en a *environ* 100 ([2]) ; dans *C. edule*, il y a une grande variabilité de nombre, pour les tentacules et pour les yeux, suivant les individus ([3]) ; on y trouve parfois des tentacules bifurqués, avec deux yeux ([4]). *C. multispinatum* porte de 30 à 40 yeux ([5]) ; enfin, le nombre de ces organes est encore variable dans *C. australe* et *C. biradiatum*, comme j'ai pu m'en assurer, le maximum y allant jusqu'à 50.

Chez *Anatina subrostrata*, le nombre des tentacules et des yeux siphonaux varie de 4 à 6 paires ([6]).

Quant aux yeux branchiaux, normalement uniques de chaque côté, j'en ai rencontré une fois 2 d'un côté, chez un individu de *Mytilus magellanicus* ([7]).

Otocystes.

A. **Gastropodes.** — *a*) Variation de position. — Cette position est inconstante dans *Infundibulum tomentosum* où la plupart des individus ont les otocystes en contact avec la commissure infra-œsophagienne unissant le ganglion pleural gauche à l'infra-

---

([1]) Bourne, *On the Structure of* Aenigma aenigmatica *Chemnitz*. (Quart. Journ. Micr. Sc., vol. LI, 1907, p. 258.)

([2]) Kishinouye, *Note on the Eyes of* Cardium muticum *Reeve*. (Journ. Coll. Sci. Tokyo, t. VI, 1894, p. 179.)

([3]) Weber, *Ueber Sinnesorgane des Genus* Cardium. (Arb. Zool. Inst. Wien, t. XVII, 1908, p. 194.)

([4]) Patten, *loc. cit.*, p. 610.

([5]) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga*, p. 56.

([6]) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 71.

([7]) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches)*. (Résultats Expéd. Belgica, 1903, p. 44.)

intestinal [1]. Il en est de même dans *Mucronalia variabilis* où, chez la plupart des spécimens, il y a asymétrie de position des otocystes, l'un d'eux étant en dehors de l'anneau œsophagien [2].

b) Variation de nombre, de taille ou de forme des otoconies. — Le nombre des otoconies peut varier avec l'âge, comme, par exemple, dans *Limnaea stagnalis* [3]; mais il y a aussi variation dans les adultes de même taille, parfois de l'un à l'autre côté sur le même individu : chez *Acmaea fragilis*, nombre variable [4]; *Neritina fluviatilis*, de 180 à 200, le nombre étant d'ailleurs souvent variable d'un côté à l'autre [5]; *Paludina vivipara*, nombre variable, environ 200 [6]; *Telescopium fuscum*, variabilité extraordinaire dans les dimensions des otoconies [7]; *Acme lineata*, de 20 à 25 otoconies [8]; *Doris aspera*, nombre variable, plus de 40 otoconies [9]; *Umbrella mediterranea*, de 150 à 200 [10].

Chez les Pulmonés également, les otoconies varient de forme et de nombre. Par exemple, chez *Limnaea stagnalis*, le nombre

---

(1) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 7e série, t. III, 1887, p. 234.)

(2) Nierstrasz, *Parasitische und kommensalistische Mollusken aus Holothurien* (in Voeltzkow Reise in Ostafrika, Bd IV), 1913, p. 396.

(3) Lereboullet, *Embryologie du* Lymnaeus stagnalis. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. XVIII,, 1862, p. 201.)

(4) Willcox, *Zur Anatomie von* Acmaea fragilis *Chemnitz*. (Jen. Zeitschr., Bd XXXIII, p. 424.)

(5) Claparède, *Anatomie und Entwicklung der* Neritina fluviatilis. (Arch. f. Anat. und Physiol., 1857, p. 136.)

(6) Schmidt, *Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken*. (Jen. Zeitschr., Bd XLVIII, 1912, p. 525.)

(7) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches*. (Loc. cit., p. 421.)

(8) Sordelli, *Notizie anatomiche sul genere* Acme *e su talune parti dure della Caecilianella acicula*. (Atti Soc. ital. Sci. nat., vol. XIII, 1870, p. 46.)

(9) Hancock and Embleton, *On the Anatomy of* Doris. (Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1852, p. 241.)

(10) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*. (Ann. Mus. Mars. [Zool.], t. II, 1885, p. 151.)

varie non seulement avec l'âge [1], mais encore à l'état adulte chez des individus de même taille, 650 à 700 [2]; de même chez *Planorbis corneus*, 440 à 460 [3]; dans *Physa fontinalis*, 40 à 50 [4].

Helix pomatia en montre de 250 à 300 et *H. arbustorum* de 200 à 230 [5]; ces deux *Helix* présentent le plus souvent l'asymétrie du nombre des otoconies; chez *H. pisana*, ce nombre est de 10 à 12 [6]; chez *Limax agrestis*, 70 à 80 [7]; dans *Arion empiricorum*, 150 à 200 [8]; chez *Caecilianella acicula*, de 28 à 30 [9], etc.

B. **Lamellibranches.** — Dans les Pinnidae, la *plupart* des individus sont dépourvus d'otocystes; ceux qui en possèdent y montrent une grande variabilité de forme et de taille; chez *Pinna (Atrina) rigida*, non seulement la forme varie, mais il y a parfois absence d'otolithes [10].

Dans *Phaseolicama* (ou *Modiolarca*) *magellanica*, il a été observé sur un individu 2 otolithes de chaque côté, au lieu d'une seule [11]. Chez *Poromya granulata*, il été rencontré 2 ou 3 otolithes [12].

---

(1) Chez des embryons de plus en plus âgés : 7 (Stiebel); 9 ou 10 (Pouchet); 15 (Wagner, fide Taylor, *A Monograph, etc.*, p. 239).

(2) Schmidt, *loc. cit.*, p. 537.

(3) *Ibid.*, p. 537.

(4) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles*, t. I, p. 134.

(5) Schmidt, *loc. cit.*, p. 546.

(6) Matthes, *Anatomie von* Helix pisana. (Jen. Zeitschr., Bd LIII, 1914, p. 31.)

(7) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. I, p. 134.

(8) Schmidt, *loc. cit.*, p. 553.

(9) Sordelli, *loc. cit.*, p. 50.

(10) Grave, *Anatomy and Physiology of* Atrina rigida. (Bull. Bureau Fisheries, vol. XXIX, 1911, p. 435.) — Grave, *The otocyst of the Pinnidae.* (Biol. Bull., vol. XXIV, 1912, p. 16.)

(11) Igel, *Ueber die Anatomie von* Phaseolicama magellanica *Rousseau*. (Zool. Jahrb. [Anat. und Ontog.], Bd XXVI, 1908, p. 385.)

(12) Pelseneer, *Contribution à l'étude des Lamellibranches*. (Arch. de Biol., t. XI, 1891, p. 222.)

C. **Céphalopodes.** — La forme de l'otolithe y varie parfois; elle est notamment très variable chez *Opisthoteuthis depressa* [1].

Rhinophore (des Opisthobranches).

Cet organe est souvent foliacé (Bulléens, Nudibranches divers); le nombre des feuillets rhinophoriques varie alors suivant les individus, chez de nombreuses espèces :

Bulléens : chez *Bulla (Haminea) hydatis* (ou *navicula*), il y en a de 14 à 18 de chaque côté [2]; chez *B. striata*, de 8 à 10 [3]; chez *Cryptophthalmus olivaceus*, de 23 à 25 [4].

Nudibranches [5] : *Doris johnstoni*, de 10 à 15; *D. bilamellata*, de 14 à 16; *D. subquadrata*, de 12 à 14; *D. pilosa*, 19 ou 20; *Triopa clavigera*, de 14 à 25 [6]; *Polycera quadrilineata*, de 9 à 18; *Ancula cristata*, de 8 à 14 [7]; *Ceratosoma brevicaudatum*, de 16 à 30 et même davantage [8]; *Eolis coronata*, 7 ou 8; *E. drummondi*, de 17 à 33 [9]; *Dendronotus arborescens*, 5 ou 6.

---

(1) MEYER, *Die Anatomie von* Opisthoteuthis depressa. (ZEITSCHR. F. WISS. ZOOL., Bd LXXXV, 1906, p. 256.)

(2) PELSENEER, *Recherches sur divers Opisthobranches.* (LOC. CIT., pl. III, fig. 22.) — GUIART, *Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspides.* (MÉM. SOC. ZOOL. FRANCE, t. VIII, 1901, p. 104, fig. 56, et observations personnelles.)

(3) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. I. (LOC. CIT., 1885, p. 15.)

(4) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opistobranches de la mer Rouge et du golfe d'Aden.* (ANN. FACULTÉ SCI. MARSEILLE, t. XX [Supplément], 1912, p. 10.)

(5) Principalement d'après ALDER et HANCOCK (*loc. cit.*), et mes observations personnelles.

(6) Le maximum : 25, est indiqué d'après BERGH, *Beiträge zu eine Monographie der Polyceraden.* II. (LOC. CIT., 1881, p. 641.)

(7) 8 à 10 : ALDER et HANCOCK; 9 à 14 : PELSENEER.

(8) BASEDOW and HEDLEY, *South Australian Nudibranchs, and an Enumeration of the known Australian species.* (TRANS. ROY. SOC. S. AUSTRALIA, vol. XXIX, 1905, p. 155.)

(9) TRINCHESE, *Aeolididae e famiglie affini.* (ATTI R. ACCAD. LINCEI, SER. 3, MEMORIE, SCI. FIS. MATH. E NAT., vol. XI, 1882, p. 64 [33] et pl. X, fig. 3 [17].)

Osphradium.

Le nombre des feuillets en est variable; par exemple : dans *Buccinum undatum*, où il s'en trouve de 90 à 100 (¹); chez *Cassidaria tyrrhena*, où il en existe de 125 à 150 (²); dans *Crepidula sp.*, le nombre de ses papilles varie de 18 à 20 (³).

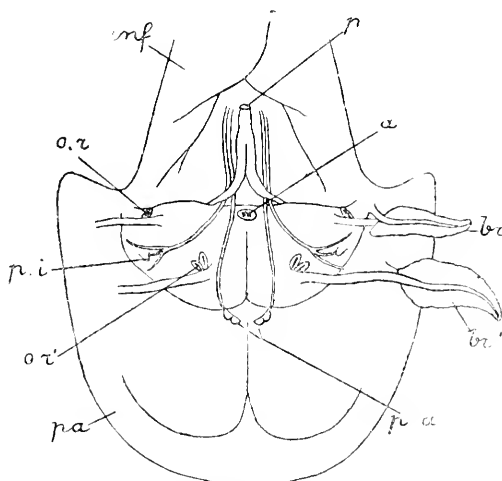


Fig. 163. — *Nautilus pompilius* mâle, cavité palléale ouverte, montrant la papille postanale exceptionnellement formée de deux moitiés séparées. *a*, anus; *br'*, *br''*, branchies; *inf*, entonnoir; *o. r*, *o. r'*, orifices des reins; *p*, pénis; *pa*, manteau; *p. a*, papille postanale; *p. i*, papille interbranchiale.— D'après Willey.

La couleur de l'osphradium est souvent variable au sein d'une même espèce, par exemple dans *Oncidiopsis glacialis*, l'organe est blanc ou bien plus sombre jusqu'à avoir la périphérie toute noire (⁴).

(¹) Dakin, Buccinum. (Proc. and Trans. Liverpool Biol. Soc., vol. XXVI, 1912, p. 330.)

(²) Bernard, *Recherches sur les organes palléaux des Gastropodes Prosobranches.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 7ᵉ série, t. IX, 1890, p. 141.)

(³) Osborn, Osphradium *in* Crepidula. (Zool. Anz., Bd X, 1887, p. 118.)

(⁴) Odhner, *Northern and Arctic Invertebrata in the Collection of the swedish State Museum.* VI. *Prosobranchia Semiproboscidea.* (K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd L, nº 5, 1913, p. 74.)

Organe abdominal des Lamellibranches.

Chez *Pectunculus angulatus*, le gauche est non seulement plus petit, mais souvent même réduit à peu de chose [1]. Dans *Pinna nobilis*, cet organe n'a pas la même forme ni la même situation chez tous les individus [2].

Papille postanale de Nautilus.

Elle est formée parfois de deux moitiés séparées (fig. 163), chez *Nautilus pompilius* [3]; je puis confirmer cette variation pour *N. umbilicatus*.

II. — Variations dans le développement.

De tout ce qui précède, il résulte que chez la généralité des Mollusques *adultes*, les caractères tirés de tous les appareils ou systèmes d'organes sont sujets à varier.

Pour quelques-unes de ces variations, on peut être assuré, sans l'avoir cependant observé réellement, qu'elles ont existé dès le plus jeune âge; par exemple : deux rangs d'orifices dans *Haliotis gigantea* depuis le sommet; scalariformité de certains *Planorbis* ou *Helix* dès le sommet.

Mais de la plupart des autres variations constatées chez l'adulte, on ne peut évidemment dire *a priori* lesquelles sont acquises après la naissance, lesquelles existaient auparavant.

---

(1) PELSENEER, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga*, p. 8.

(2) THIELE, *Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchier*. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd XLVIII. 1889, p. 49.)

(3) WILLEY. *In the Home of the* Nautilus. (NATURAL SCIENCE, vol. VI, 1895, p. 412, et fig. 2. p. 413.) — Aussi GRIFFIN, *The Anatomy of* Nautilus pompilius. (MEM. NAT. ACAD. SCI. WASHINGTON, vol. VIII, 1900, p. 143 : « Usually the two are fused, rarely separated ».) — KERR, *On some Points in the Anatomy of* Nautilus pompilius. (PROC. ZOOL. SOC. LONDON, 1895, pp. 676 et 677.)

Et comme c'est surtout sur la distinction entre ces deux sortes (acquises ou congénitales) de variations que tout un groupe d'évolutionnistes entendent établir le système entier de l'origine des espèces, il est intéressant de rechercher également les variations dans le développement embryonnaire; c'est le seul moyen de constater éventuellement quelles sont les variations de l'adulte qui apparaissent déjà avant la naissance ou dès la constitution des organes.

Il y a, en effet, à côté des variations constatées à l'état adulte, des variations embryonnaires et larvaires, et, contrairement à une opinion ancienne ([1]), ces variations sont même assez nombreuses, malgré que l'attention n'ait pas encore été beaucoup attirée de ce côté.

Toutefois, il n'y a qu'un nombre restreint d'espèces que l'on puisse examiner dans leur développement; et bien des formes sauvages, exotiques, marines abyssales, etc., ne peuvent être étudiées à ce point de vue et c'est donc par analogie que l'on peut dire qu'il y a d'assez nombreuses variations embryonnaires. D'autre part, le nombre des variations qui se montrent pendant le développement est accru par des anomalies dues à des conditions défectueuses dans l'élevage en captivité.

Néanmoins, ces réserves faites, et lorsqu'on se borne à examiner des œufs, embryons et larves qui viennent d'être pris dans des conditions naturelles, les variations observées sont encore suffisamment fréquentes.

Il n'y a naturellement pas opposition entre ces variations embryonnaires et les précédentes; car on ne sait pas, en effet, *a priori*, si certaines des variations que l'on a constatées chez un adulte n'ont pas paru dès l'embryon et ne sont pas aussi « congénitales ».

([1]) Voir, par exemple, DARWIN, *De la variation des animaux et des plantes*, t. II, p. 13 (édition de 1868).

D'autre part, toutes les variations embryonnaires n'ont pas nécessairement un effet sur l'adulte; toutes ne persistent pas jusqu'à cet âge (voir IIe partie, I, 4. et IVe partie, I, 2, *i*) :

1° Parce qu'elles peuvent s'atténuer et disparaître elles-mêmes (régulation par le milieu);

2° Parce que les embryons fortement variés sont très souvent éliminés eux-mêmes sans atteindre l'état adulte (variations non viables);

3° Parce que dans les formes à métamorphoses, les modifications apportées à la larve restent fréquemment spéciales à cette phase et n'aboutissent pas à une variation dans l'adulte, et que, dans différents cas de de poecilogonie notamment, on voit des différences dans le développement (qui représentaient autant de variations d'un type primitif unique) mener à des adultes identiques.

1. — VARIATIONS DANS L'ASPECT EXTÉRIEUR (FORME ET COULEUR) DE LA PONTE.

Chez *Succinea putris*, la ponte est d'aspect tout différent, suivant qu'elle a été déposée dans la terre ou dans l'eau; dans le premier cas, elle ressemble à celle d'un Limacien, dans le second, à celle d'un Pulmoné aquatique, parce que la matière albumineuse qui réunit les œufs est alors dilatée, devenue incolore et tout à fait transparente (1); je puis confirmer, pour ma part, que les pontes rencontrées dans l'eau, sous des feuilles flottantes, ont l'aspect d'une ponte de Planorbe, moins coriace et moins unie et surtout moins colorée.

---

(1) MOQUIN-TANDON, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 58. — FOL, *Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 1re série, t. VIII, 1880, p. 105.)

Les œufs de *Limax maximus* peuvent être réunis à leurs pôles par un prolongement de leur enveloppe extérieure, de façon à former un chapelet, comme c'est le cas pour un certain nombre de Gastropodes hermaphrodites, même Streptoneures (1) ; mais ils ne le sont pas toujours et, suivant la région, ils peuvent même être plus souvent réunis ou plus souvent distincts et isolés (2).

La ponte de *Eolis papillosa* est parfois rose au lieu d'être blanche (3). Celle de *Galvina exigua* est variable par la forme (4). Dans une ponte de *Bythinia tentaculata*, les coques de la ponte, au lieu d'être étroitement accolées et polyédriques comme normalement, étaient restées sphériques et lâchement accolées (5).

Sepia officinalis a été vu une fois pondant des œufs qui, au lieu d'être noirs, étaient presque blancs (6), comme ceux d'autres espèces (au moins une espèce dont j'ai recueilli les pontes sur des récifs de coraux de la mer Rouge).

Chaque coque de la ponte de *Nautilus macromphalus* est plus ou moins plate et c'est à peine si l'on trouve deux œufs présentant la même apparence (7).

---

(1) Parmi les Opisthobranches, ce cordon de liaison d'un œuf à l'autre, est bien visible chez *Philine, Aplysia, Fiona, Janus, Glaucus;* parmi les Pulmonés, chez *Gadinia, Siphonaria, Oncidium, Vaginula ;* parmi les Streptoneures, chez *Odostomia* et *Valvata* (hermaphrodites comme les Opisthobranches).

(2) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 30. — Meisenheimer, *Entwicklungsgeschichte von* Limax maximus *L.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXII, 1896, p. 416.) — Simpson, *Anatomy and physiology of* Polygyra albolabris *and embryology of* Limax maximus. (Bull. New York State Museum, vol. VIII, n° 40, 1901, pl. XXVII, fig. 8 et 9.)

(3) Hecht, *Contribution à l'étude des Nudibranches.* (Mém. Soc. Zool. France, t. VIII, 1895, p. 147.)

(4) Bergh, *Die Cladohepatischen Nudibranchien.* (Zool. Jahrb. [Abth. f. Syst.], Bd V, 1890, p. 25.)

(5) Sarasin, *Entwickelungsgeschichte der* Bithynia tentaculata. (Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg, Bd VI, 1882, p. 4.)

(6) Bert, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche.* (Mém. Soc. Sci. phys. et nat. Bordeaux, t. V, 1867, p. 133.)

(7) Willey, *The Oviposition of* Nautilus macromphalus. (Proc. Roy. Soc. London, vol. LX, 1897, pp. 467 et 469.)

2. — VARIATION DU NOMBRE DES ŒUFS.

A. Dans une même capsule ou coque de ponte. — Beaucoup d'espèces ont normalement un œuf par coque de la ponte; d'autres présentent dans la règle de multiples œufs à l'intérieur de chaque coque; par exemple, chez les Gastropodes :

a) Parmi les Streptoneures, chez *Paludina vivipara*, quelquefois 2 œufs dans une capsule (1); chez *Littorina rudis*, exceptionnellement 2, très rarement 3, 4 ou 5 œufs; une fois, une coque était divisée en deux entre deux œufs par une cloison (observations personnelles); chez *Bythinia tentaculata* une fois 2 œufs (observations personnelles); chez *Odostomia rissoides*, rarement 2 (2).

b) Parmi les Opisthobranches, chez *Philine aperta*, exceptionnellement 2 ou 3 (3); *Doris bilamellata* et *Eolis coronata*, parfois 2; *Doto coronata*, exceptionnellement 2 (4); *Elysia viridis*, assez souvent 2, parfois 3 à 6, exceptionnellement 7 (5); *Hermaea bifida*, 2, 3, une fois 4 et même 5 (6); rarement 2 chez *Dendronotus arborescens*, *Eolis concinna*, *Ancula cristata*; parfois 2 dans *Goniodoris nodosa*; et jusqu'à 3 dans *Doris tuberculata* et dans *Fiona marina* (7).

---

(1) Leydig, *Ueber* Paludina vivipara. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd II, 1850.)

(2) Pelseneer, *Éthologie de quelques* Odostomia, *etc.* (Loc. cit., 1914, p. 6.)

(3) De Lacaze-Duthiers, *Sur la formation de monstres doubles chez les Gastéropodes.* (Arch. Zool. expér., 1re série, t. IV, 1875, p. 486, et même jusqu'à 8.) — Tur, *Sur les pontes anormales chez* Philine aperta *L.* (Arch. Entwickl.-mech., Bd XXX, 1910, p. 367.)

(4) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (Mém. Acad. Belg., t. III, 1911, respectivement pp. 53, 58 et 65.)

(5) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 69.

(6) *Ibid.*, p. 74.

(7) *Ibid.*, p. 73.

c) Parmi les Pulmonés surtout, par exemple dans *Limnaea stagnalis*, où divers anciens auteurs (Karsch, Moquin-Tandon, Ray-Lankester) avaient parfois trouvé 2 œufs par coque et où depuis il en a été observé occasionnellement jusqu'à 12 (1); *L. palustris*, plusieurs fois 2, deux fois 3 (observations personnelles); *L. ovata*, plusieurs fois 2 (2); *L. (Amphipeplea) glutinosa*, également 2 (3); *L. auricularia*, souvent plusieurs (4); *Physa fontinalis*, de 2 à 32 (5); *P. acuta*, jusqu'à 3 (6); *Planorbis marginatus*, plusieurs fois 2 (7); *P. corneus*, jusqu'à 4 (8); *P. trivolvis*, quelquefois 2, rarement 3 ou plus (9); dans *Ancylus fluviatilis*, il n'est pas rare de trouver 2 œufs ou embryons à l'intérieur d'une même coque (10); enfin dans les

---

(1) 2, 3 et quelquefois 4 : NOURRY, *Observations embryogéniques de la* Limnaea stagnalis. (COMPTES RENDUS ASSOC. FRANÇ. AVANC. SCI., 27e session, [Nantes], 1889, p. 501.) — 2, 3 ou 5 : dans une même ponte de 45 coques (DE QUATREFAGES). — 7 : CARUS, *Ueber den äusseren Lebensbedingungen der warm- und kaltblutigen Thiere*, 1824, p. 53. — De 2 à 8 et même 10 ou 12, d'après mes observations personnelles : généralement — mais pas toujours — parmi les dernières coques de la ponte, ainsi que pour les œufs multiples de divers autres Pulmonés et Opisthobranches, comme par exemple : *Philine aperta* (voir plus loin : 5, embryons multiples), *Hermaea bifida, Limax, Physa, etc.*

(2) RABL, *Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten*. (JEN. ZEITSCHR., Bd IX, 1875, p. 221.)

(3) REINHARDT, *Zwillingseier von Schnecken* (Amphipeplea glutinosa *Müll.*). (SITZUNGSBER. GES. NAT. FR. BERLIN, 1887; et mes propres observations [trois fois].)

(4) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 325; mes propres observations.

(5) WIERZEJSKI, *Embryologie von* Physa fontinalis *L.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXXXIII, 1906, p. 513 [de 2 à 20].) — De 2 à 32 : mes propres observations, souvent aussi à l'extrémité terminale de la ponte dans les dernières coques pondues.

(6) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 325.

(7) RABL, *loc. cit.*, p. 221.

(8) JACQUEMIN, *Recherches anatomiques et physiologiques sur le développement du* Planorbis corneus. (NOVA ACTA LEOP. CAROL. ACAD., t. XVIII, 1838, p. 646 : 2.) — MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 325 : 4. — Dans une ponte de 16 coques, j'en ai trouvé 8 renfermant chacune deux embryons.

(9) HOLMES, *The early development of* Planorbis. (JOURN. OF MORPHOL., vol. XVI, 1900, p. 374.)

(10) STEPANOFF, *Geschlechtsorgane und Entwickelung von* Ancylus fluviatilis. (MÉM. ACAD. SCI. SAINT-PÉTERSBOURG, 7e série, t. X, no 3, 1866, p. 6.)

Limax, la multiplicité des œufs dans une coque a été observée par divers auteurs ([1]).

Coques sans œufs : chez *Odostomia rissoides*, une ponte avait les coques alternativement vides et fertiles (fig. 164) ([2]) ; le même fait a été constaté pour *Philine aperta* ([3]). Dans certains Nudibranches, on trouve des coques vides, sans germe ([4]) ; et la même chose s'observe dans les pontes de plusieurs Pulmonés : *Limnaea stagnalis* et *Physa fontinalis*, toute dernière coque (observations personnelles) ; j'ai aussi rencontré assez souvent une coque occasionnellement vide, le plus ordinairement à côté d'une coque à deux œufs, chez *Limnaea stagnalis* ; de même chez *Physa fontinalis*, il m'est arrivé de trouver deux fois une coque sans œuf et trois fois une ponte entière avec toutes ses coques vides, et chez *Limnaea peregra*, une ponte avec deux coques stériles. Une coque semble parfois divisée en deux cavités inégales par une cloison séparatrice ; il est probable que cela résulte alors de la coalescence de deux coques, la plus

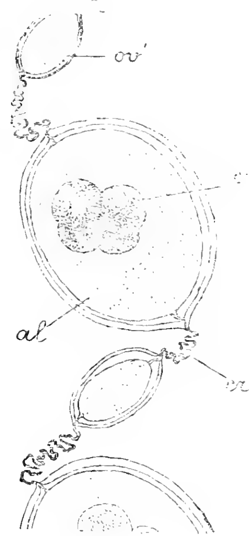


Fig. 164. — Portion d'une ponte anormale de *Odostomia rissoides*, fort grossie. *al*, liquide albumineux remplissant la coque ; *cr*, cordon unissant les diverses coques dans l'intérieur de la ponte ; *ov*, œuf fertile ; *ov'*, coque stérile. — D'après Pelseneer.

([1]) Laurent ; d'après Künkel, les dernières coques de la ponte des *Limax* renferment parfois plusieurs œufs (fide Simroth, *Gastropodenlaich und Gastropodenlarven von der deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899*, 1911, p. 380) ; chez *Limax maximus*, il a été observé deux fois 2 œufs, une fois 3, une fois 8 et une fois 19 dans une même coque (Meisenheimer, *Entwicklungsgeschichte von* Limax maximus *L.* [Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXII, 1896, p. 421]), 2 ou 4 œufs (Simpson, *Anatomy and physiology of* Polygyra albolabris *and embryology of* Limax maximus [Bull. New York State Mus., vol. VIII, nº 40, 1901, pl. XXVII, fig. 4 et 5]) ; et dans *Limax agrestis*, il a été signalé une capsule avec 25 œufs (Byrnes, *The maturation and fertilisation of the egg of* Limax agrestis (*Linné*) [Journ. of Morphol., vol XVI, 1899, p. 218]).

([2]) Pelseneer, *Éthologie de quelques* Odostomia *et d'un Monstrillide parasite de l'un d'eux*. (Bull. Sci. France et Belgique, t. XLVIII, 1914, p. 6, pl. 1, fig. 6.)

([3]) De Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, 1875, pl. XV, fig. 7.

([4]) Sars, fide Nordmann, *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 3e série, t. V, 1846, p. 142.

petite étant stérile (*Physa fontinalis* et *Limnaea stragnalis*), ce qui tendrait à le prouver, c'est une coque de ce genre qui, chez *Limnaea peregra (ovata)*, renfermait deux œufs dans sa grande cavité [1].

Enfin, chez *Purpura lapillus*, il a été trouvé une coque ne renfermant que des œufs stériles [2].

Au lieu de 2 œufs par coque dans *Littorina littorea*, on en rencontre exceptionnellement 1 ou 3 [3].

Coques renfermant un nombre d'œufs supérieur à 2 et variable : chez *Neritina fluviatilis*, de 30 à 90 [4] ; *Vermetus triqueter*, de 10 à 30 [5] ; *Crepidula* de diverses espèces, nombre variable suivant les individus [6] ; *Calyptraea sinensis*, 10 à 20 [7] ; *Janthina umbilicata*, 70 à 100 [8] ; *Entoconcha mirabilis*, de 15 à 30 ou davantage [9] ; *Fulgur carica* et *Sycotypus canaliculatus*, de 10 à 20 [10] ; *Fusus sp.*, de 7 à 20 [11] ;

---

(1) RABL, *Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten.* (JEN. ZEITSCHR., Bd IX, 1875, pl. IX, fig. 40.)

(2) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (LOC. CIT., p. 31.)

(3) CAULLERY et PELSENEER, *Sur la ponte et le développement du Vignot* (Littorina littorea). (BULL. SCI. FRANCE ET BELGIQUE, t. XLIV, 1911, p. 369.)

(4) 50 à 60 : MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. II, p. 551. — 30 à 40 : LINDSTRÖM, *Bidrag till Kännedomen om Oesterjöns invertebrat-fauna.* (OFVERS. K. VID. AKAD. FORHANDL., t. XIV, 1855, p. 68.) — 70 à 90 : BLOCHMANN, *Ueber die Entwicklung der* Neritina fluviatilis *Müll.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd XXXVIII, 1882, p. 129.)

(5) LACAZE-DUTHIERS, *Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 4e série, t. XIII, 1859, p. 266.)

(6) CONKLIN, *The Embryology of Crepidula.* (JOURN. OF MORPHOL., vol. XIII, 1897, p. 19.)

(7) FISCHER, *Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes.* (BULL. SCI. FRANCE ET BELGIQUE, t. XXIV, 1892, p. 286 [de 10 à 15]) — COOKE, *Molluscs and Brachiopods.* (THE CAMBRIDGE NATURAL HISTORY, 1895, p. 126 [de 15 à 20].)

(8) SIMROTH, *Mollusca (Weichthiere).* (BRONN'S TIER-REICH, vol. III, II abth., p. 638.) — IDEM, *Janthina communis* (de 6,000 à 7,000).

(9) J. MÜLLER, *Ueber* Synapta digitata *und über der Erzeugung von Schnecken in Holothurien.* Berlin, 1852, p. 15.

(10) CONKLIN, *The Embryology of* Fulgur. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1907, p. 322.)

(11) BOBRETZKY, *Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden* (ARCH. F. MIKR. ANAT., Bd XIII, 1877, p. 123.)

Nassa mutabilis, de 5 à 25 (1); *N. obsoleta*, de 33 à 86 (2); *N. reticulata*, de 400 à 500 ou plus; *Murex erinaceus*, de 15 à 150 (3); *Urosalpinx cinereus*, de 6 à 20 (4); *Purpura lapillus*, de 400 à 1,000 (5); *Buccinum undatum*, de 600 à 800 (6).

Umbrella mediterranea, de 30 à 40 (7); *Aplysia punctata*, de 2 à 15; *A. depilans*, de 20 à 34; *A. limacina*, de 40 à 50 (8); *Notarchus punctatus*, de 3 à 10 (9); *Tritonia hombergi*, de 4 à 11 (10); *Doris verrucosa* adulte, de 2 à 5 (toujours un seul dans les individus pédogénétiques) (11); *Eolis papillosa*, 3 ou 4, rarement moins et jusqu'à 8 et même 12 (12); *Janus cristatus*, 80 à 100 (13).

---

(1) BOBRETZKY, *Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden* (ARCH. F. MIKR. ANAT., Bd XIII, 1877, p. 97 (5 à 15). — HOFFMANN, *Ueber die Ernährung der Embryonen von* Nassa mutabilis *Lam.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXXII, 1902, p. 658 [jusqu'à 25].)

(2) DIMON, *The Mud Snail :* Nassa obsoleta. (COLD SPRING HARBOR MONOGRAPHS [BROOKLYN INST. ARTS AND SCI.], 1905, p. 12.)

(3) COOKE, *loc. cit.*, p. 124.

(4) BROOKS, *Preliminary observations on the development of marine Prosobranchiate Gasteropods.* (STUD. BIOL. LAB. JOHNS HOPKINS UNIV., vol. I, 1879, p. 123.)

(5) KOREN og DANIELSSEN, *Bidrag til Pectinibranchier Udvickling.* Bergen 1851, p. 21 (500 à 600). — SELENKA, *Die Anlage der Keimblätter bei* Purpura lapillus. (NIED. ARCH. F. ZOOL., Bd I, 1872, p. 212 [400 à 600].) — PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (LOC. CIT., p. 28 [jusqu'à un millier].)

(6) KOREN og DANIELSSEN, *loc. cit.*, p. 6. — D'après DAKIN (Buccinum [PROC. AND TRANS. LIVERPOOL BIOL. SOC., vol. XXVI, 1912, p. 347]), ce nombre oscillerait entre 49 et 2,419.

(7) HEYMONS, *Zur Entwicklungsgeschichte von* Umbrella mediterranea *Lam.* (ZEITSCHR. F. WISS. ZOOL., Bd LVI, 1893, p. 246.)

(8) CARAZZI, *L'embriologia dell'* Aplysia *e i problemi fondamentali dell' embriologia comparata.* (ARCH. D. ANATOMIA ED EMBR., vol. IV, 1906, p. 240.) — D'après BLOCHMANN, il y aurait de 10 à 20 œufs par coque, dans la ponte de *A. depilans* (*Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Gastropoden* [ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd XXXVIII, 1883, p. 395]).

(9) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille.* (ANN. MUS. MARSEILLE, t. II, 1885, p. 91.)

(10) ALDER and HANCOCK, *A Monograph of the british Nudibranchiate Mollusca.* (RAY SOCIETY, 1855, fam. 2, pl. 11 [4 ou 5].) — D'après SARS, ce nombre serait de 5 à 11.

(11) CUÉNOT, *Contributions à la faune du bassin d'Arcachon.* III. *Doridiens.* (BULL. SOC. SCI. ARCACHON, 1903, p. 13.)

(12) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 74.

(13) *Ibid.*, p. 49.

B. Variation du nombre d'œufs ou de coques dans une même ponte. — Ce nombre varie naturellement suivant la taille de l'individu qui pond ; mais, en outre, il varie chez des individus de même âge, parfois alors d'après l'importance des pontes précédentes ou pour d'autres causes (substratum, etc. ; voir IVe partie, 7, *G. d*) ; exemples :

a) *Amphineures à œufs agglomérés.* — Chez *Ischnochiton magdalenensis*, les deux pontes (droite et gauche) fournissent ensemble, en chiffres ronds, de 101,000 à 193,000 œufs (1).

b) *Gastropodes ovipares.* — *Ampullaria polita*, de 70 à 80 œufs ou moins (2) ; *A. gigas*, de 100 à 300 (3) ; *Vermetus triqueter*, de 4 à 6 coques ou davantage (4) ; *Lacuna pallidula*, de 110 à 125 (5) ; *Rissoa parva*, de 6 à 40 (6) ; *Bythinia tentaculata*, de 6 à 70 (7) ; *B. leachi*, de 1 à 21 (8) ; *Valvata piscinalis*, de 4 à 24 (9) ; *Odostomia rissoides*, de 30 à 70 (10) ;

---

(1) Heath, *The Development of* Ischnochiton. (Zool. Jahrb. [Anat. and Ontog.] Bd XII, 1899, p. 572.)

(2) Semper, *Entwicklung der* Ampullaria polita. (Naturk. Verhandl. Utrechts Genootsch., t. I. 1862, p. 4.)

(3) Koehler, *Ueber Laichgeschäft und Geschlechtsunterschiede bei* Ampullaria gigas. (Blätter f. Aquar.- u. Terrarienkunde, 1905.)

(4) Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets.* (Loc. cit., p. 266, pl. V, fig. 4 [7 coques].)

(5) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 47.

(6) *Ibid.*, p. 19.

(7) Bouchard-Chantereaux, *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans le département du Pas-de-Calais* (Mém. Soc. Agric. Sci. et Arts Boulogne-sur-Mer, 1836, p. 218, 1837 [de 30 à 70]) ; j'en ai observé parfois moins de 30 : minimum, 19 ; et il a même été rencontré des pontes qui ne renfermaient que 6 œufs (Karsch, *Die Entwicklungsgeschichte des* Limnaeus stagnalis, ovalis *und* palustris [Arch. f. Naturgesch., 1846, p. 253 : ponte de *Paludine ovipare*, reconnaissable à la figure 9, pl. IX]).

(8) Observations personnelles.

(9) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 542.

(10) Pelseneer, *Éthologie de quelques* Odostomia *et d'un Monstrillide parasite de l'un d'eux.* (Bull. Sci. France et Belgique, t. XLVIII, 1914, p. 46.)

Ovula adriatica, de 50 à 60 [1]; *Murex erinaceus*, de 15 à 150 [2]; *Purpura lapillus*, de 15 à 20 coques [3]; *Calyptraea sinensis*, de 6 à 20 coques [4]: *Aplysia punctata*, de 80,000 à 160,000 œufs [5]; *Carolinia tridentata*, de 250 à 1,250 œufs [6]; *Phylliroe bucephalus*, de 10 à 15 œufs dans chacun des rubans de la ponte [7]; *Tergipes edwardsi*, de 1 à 80 œufs [8]; *T. claviger*, de 1 à 40 [9]: *T. doriae*, de 200 à 300 [10]; *Ercolania funerea*, de 2,800 à 6,000 [11]; *Hermaea bifida*, de 30,000 à 70,000 [12]; *Cenia coksi*, de 4 à 19 [13]; *Pelta coronata*, de 20 à 30 [14]; *Physa ancilla*, de 25 à 75 [15]; *P. fontinalis*, de 2 à 42 [16]; *P. acuta*, de 40 à 200 [17]; *Aplexa hypnorum*,

---

(1) Lo Bianco, fide Simroth, *Mollusca*. (Loc. cit., p. 635.)

(2) Cooke, *loc. cit.*, p. 125.

(3) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 28.)

(4) De 6 à 10 capsules : Milne-Edwards, fide Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 759. — De 15 à 20 : H. Fischer, *Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes*. (Bull. Sci. France et Belgique, t. XXIV, 1893, p. 286.)

(5) Carazzi, *loc. cit.*, p. 240.

(6) Fol, *Sur le développement des Ptéropodes*. (Arch. Zool. expér., 1re série, t. IV, 1875, p. 4)

(7) Schneider, *Ueber die Entwicklung der* Phyllirhoe bucephalum. (Arch. f. Anat. und Physiol., 1858, p. 35.)

(8) Selenka, *Entwicklung von* Tergipes claviger. (Arch. f. Niederl. Zool., Bd I, 1871, p. 1.)

(9) Nordmann, *Versuch einer Monographie des* Tergipes Edwardsi. (Mém. Acad. Saint-Pétersbourg, t. IV, 1854, ou Ann. Sci. nat. [Zool.], 3e série, t. V, p. 142.)

(10) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille*, part. II. (Ann. Mus. Marseille, t. III, 1888, p. 97.)

(11) Vayssière, *loc. cit.*, p. 125.

(12) *Ibid.*, p. 136.

(13) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit. p. 71.)

(14) Vayssière, *Note sur un nouveau cas de condensation embryogénique observée chez le* Pelta coronata, *type de Tectibranche*. (Zool. Anz., Bd XXIII, 1900, p. 287.)

(15) Conklin, *The effects of centrifugal force upon the organization and development of the eggs of fresh water Pulmonates*. (Journ. Exper. Zool., vol. IX, 1910, p. 424.)

(16) Observations personnelles.

(17) Slugocka, *Recherches sur l'appareil génital des Gastropodes Pulmonés du genre* Physa. (Rev. suisse de Zool., t. XXI, 1913, p. 81.)

de 6 à 50 ([1]) ; *Limnaea stagnalis*, de 6 à 152 ([2]) ; *L. palustris*, de 5 à 90 ([3]) ; *L. peregra*, de 2 à 180 ([4]) ; *L. auricularia*, de 23 à 310 ([5]) ; *L. (Amphipeplea) glutinosa*, de 21 à 68 ([6]) ; *L. columella*, de 1 à 90 ([7]) ; *Planorbis corneus*, de 12 à 57 ([8]) ; *P. marginatus*, de 4 à 30 ([9]) ; *Succinea putris*, de 29 à 70 ([10]) ; *Helix aspersa*, de 40 à 110 ([11]) ; *H. pomatia*, de 30 à 90 ([12]) ; *Limax maximus*, de 30 à 300 ([13]) ; *Arion empiricorum*, de 16 à 100 ([14]).

c) *Gastropodes ovovivipares (œufs évoluant dans l'oviducte)*. — *Paludina contecta*, de 7 à 62 œufs et embryons ([15]) ; *P. vivipara*,

---

([1]) Slugocka, *loc. cit.*, p. 81 (6 à 18) ; Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 457 (8 à 20) ; Bouchard-Chantereaux, *loc. cit.*, p. 209 (40 à 50).

([2]) Observations personnelles ; Moquin-Tandon en indiquait de 40 à 130 ; Nourry, jusqu'à 150.

([3]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 477 (de 50 à 90) ; observations personnelles (de 5 à 85).

([4]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, p. 470 (jusqu'à 180) ; observations personnelles (de 2 à 80).

([5]) Observations personnelles.

([6]) Observations personnelles.

([7]) Colton, *Some Effects of Environment on the Growth of* Lymnaea columella *Say*. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1908, p. 413.)

([8]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, p. 447 (12 à 40) ; jusqu'à 59 (observations personnelles).

([9]) Rabl, *Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke*. (Morph. Jahrb., Bd V, 1879, p. 564.)

([10]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 58 (29) ; jusqu'à 60 (observations personnelles) et même 70 (Bouchard-Chantereaux, *loc. cit.*, p. 189).

([11]) Cooke, *loc. cit.*, p. 124 (de 40 à 100) ; Bouchard-Chantereaux, *loc. cit.*, p. 174 (50 à 110).

([12]) Adams, *The Genera of recent Mollusca*, t. I, p. 6 (30 à 36) ; Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 181 (60 à 90).

([13]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 30 (30 à 80) ; Meisenheimer, *Entwicklungsgeschichte von* Limax maximus. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXII, 1896, p. 416 (jusqu'à 200 et 300).

([14]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 12 (16 à 61) ; Bouchard-Chantereaux, *loc. cit.*, p. 188 (70 à 100).

([15]) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 534.

de 6 à 40 ([1]); *Campeloma subsolidum*, de 25 à 64 ([2]); *Littorina rudis*, après le premier accouplement, de 28 à 37, puis l'oviducte ne se vide plus jamais complètement et renferme, au maximum, près de 600 œufs et embryons, une fois 6 seulement et une fois rien du tout ([3]); *Voluta (Cymba) neptuni*, 4 ou 5 ([4]); *Balea perversa*, 3 ou 4 ([5]); *Pupa muscorum*, de 3 à 7 et *Bulimulus folliculus*, de 5 à 7 ([6]); *Helix rupestris*, de 2 à 7 ([7]); *Pyramidula strigosa* (ou *cooperi*), de 4 à 6 embryons ([8]).

d) Lamellibranches. — La « ponte » de *Nucula delphinodonta* renferme de 20 à 70 œufs ([9]).

Chez *Cyclas cornea*, il y a un nombre variable d'œufs dans les poches branchiales incubatrices (elles-mêmes en nombre variable); le maximum est 6, 7 ou 8 embryons. Dans les *Unio pictorum*, il y a un nombre variable de rangées d'embryons à l'intérieur des branchies : 20 à 50 ([10]).

e) Céphalopodes. — Il n'y a pas dans la littérature beaucoup d'indications précises sur le nombre des œufs de ces Mollusques; néanmoins, on sait que chez *Sepiola atlantica*, la ponte com-

---

([1]) TÖNNIGES, *Die Bildung des Mesoderms bei* Paludina vivipara. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXI, 1896, p. 543.)

([2]) CALL, *On the gross Anatomy of* Campeloma. (AMER. NATUR., vol. XXII, 1886, p. 494.)

([3]) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (LOC. CIT., p. 12.)

([4]) ADAMS, *The Genera of recent Mollusca*, t. I, p. 158.

([5]) STEENBERG, *Anatomie des Clausilies danoises. I. Les organes génitaux.* (MINDESKRIFT FOR JAPETUS STEENSTRUP, 1914, p. 39.)

([6]) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 238.

([7]) MOQUIN-TANDON, *Observations sur trois Gastéropodes ovivipares.* (JOURN. DE CONCH., t. IV, 1853, p. 226 [confirmé par WEINLAND, 1876, et COLLIER, 1889].) — BOWELL, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1915, p. 290.

([8]) SIMROTH, *Bronn's Tierreich*, Bd III, 2 abth., p. 573.

([9]) DREW, *The Life-History of* Nucula delphinodonta (*Mighels*). (QUART. JOURN. MICR. SCI., vol. XLIV, 1901, p. 316.)

([10]) RABL, *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel.* (JEN. ZEITSCHR., Bd X, 1876, p. 310.)

prend de 15 à 36 grappes, chacune avec 40 à 130 œufs (1); que chez *Loligo sp. (vulgaris?)*, il y a de 45 à 100 œufs par sac ou grappe (2); envion 250 œufs par sac dans *L. punctata* (3); chez *Sepia officinalis*, en captivité, environ 200 œufs, mais davantage en liberté (4); 65 à 70 œufs chez *Eledone moschata* (5); 5 à 19 chez *E. aldrovandi* (6); plusieurs milliers au maximum chez *Octopus vulgaris*, mais parfois seulement 8 à 20 (7); et de 10,000 à 20,000 chez *Argonauta argo* (8).

3. — VARIATION DE LA TAILLE DES ŒUFS ET DES EMBRYONS OU LARVES.

Elle est notable, par exemple, chez *Dentalium entale* (9). Dans les coques des pontes de *Cassidaria echinophora*, à côté de 4 à 12 embryons normaux, il se développe ordinairement de 2 à 4 embryons nains anormaux (10).

Il peut y avoir également variation de la taille des coques elles-mêmes (pleines ou vides, accolées ou non), pouvant dans certains cas comprimer leur contenu; ces variations sont assez fréquentes dans les pontes de *Limnaea stagnalis*.

---

(1) BOUCHARD-CHANTEREAUX, *Catalogue des Mollusques marins observés jusqu'à ce jour à l'état vivant sur les côtes du Boulonnais.* (MÉM. SOC. AGRICULT. SCI. ET ARTS BOULOGNE-SUR-MER, pour 1834.)

(2) KÖLLIKER, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden.* Zurich, 1844, p. 15.

(3) COOKE, *loc. cit.*, p. 127.

(4) JOUBIN, *La ponte de l'Éledone et de la Sèche.* (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 2e série, t. VI, 1888, p. 161.)

(5) KORSCHELT, *Ueber den Laich und die Embryonen von* Eledone. (SITZ.-BER. GES. NATURFORSCH. FR. BERLIN, 1893, p. 68.)

(6) JOUBIN, *loc. cit.*, p. 158.

(7) Respectivement COOKE, *loc. cit.*, p. 127, et FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, p. 333.

(8) USSOW, *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* (ARCH. DE BIOL., t. II, 1881, p. 577.)

(9) WILSON, *Experimental Studies on germinal localization.* I. *The germ-regions in the egg of* Dentalium. (JOURN. EXPER. ZOOL., vol. I, 1904, p. 20.)

(10) VON ERLANGER, *Ueber einige abnorme Erscheinungen in der Entwickelung der* Cassidaria echinophora. (ZOOL. ANZ., Bd XVI, 1893.)

4 — VARIATION DANS LA SEGMENTATION.

A. VARIATION QUANT AU COMMENCEMENT DE LA SEGMENTATION. — Chez une même espèce, la segmentation peut commencer plus ou moins tôt après la ponte ou même avant (*Arion*, *Argonauta*, *Firoloides*, etc.); par exemple, dans *Arion empiricorum*, elle débute parfois dans l'ovaire ([1]).

B. VARIATION DANS LE SENS DE LA SEGMENTATION (ŒUFS « INVERSES »). — Il a été observé chez *Unio* que tous les œufs d'un individu avaient la grosse cellule endodermique A plus grande que la cellule D, contrairement à la règle, ce qui indique une segmentation inverse par rapport à la normale ([2]). Chez *Pterotrachaea mutica*, j'ai constaté de même que toute une ponte se segmentait en sens inverse des autres ([3]) (fig. 163). Enfin, la preuve que des œufs isolés ou en petit nombre peuvent se segmenter inversement, se trouve dans le fait d'individus inverses (sénestres chez les espèces dextres, ou inversement) apparaissant occasionnellement : *Paludina vivipara* ([4]), *Physa acuta* ([5]), etc.

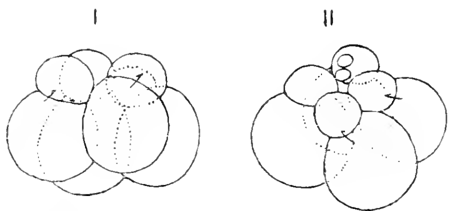


FIG. 163. — *Pterotrachaea mutica*, œufs segmentés, au stade 8. I, d'une ponte à segmentation inverse. II, d'une ponte à segmentation normale. — D'après Pelseneer (1911).

([1]) LAMS, *Note sur la biologie sexuelle d'un Gastéropode pulmoné* (Arion empiricorum). (COMPTES RENDUS SOC. BIOL. PARIS, t. LXII, 1907.)

([2]) LILLIE, *The embryology of* Unio. (JOURN. OF MORPHOL., vol. X, 1895, p. 13.)

([3]) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (LOC. CIT., 1911, p. 27.)

([4]) DRUMMOND, *Notes on the Development of* Paludina vivipara. (QUART. JOURN. MICR. SCI., vol. XLVI, 1902, p. 120.)

([5]) HORSLEY, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1906, p. 13 : *Physa acuta* dextre, né de parents sénestres.

C. Variation du nombre et de la taille des globules polaires. — On observe parfois des globules polaires géants, atteignant la moitié du diamètre de l'œuf lui-même ; par exemple chez *Limax maximus* (1) et *L. agrestis* (2).

Quant au nombre des globules polaires, il n'est pas constant ; ainsi, le premier ne se divise pas toujours ; il n'est que *parfois* divisé chez *Purpura lapillus* et chez *Tergipes despectus* (3), fréquemment divisé chez *Doto coronata* (4), quelquefois divisé chez *Hermaea bifida* (5), parfois divisé chez *Cenia cocksi* (6), tandis que chez *Elysia viridis* il a été observé une fois 4 globules polaires (7).

Dans *Limnaea peregra*, on a constaté 2 ou 3 globules polaires (8).

Chez *Loligo vulgaris* et chez *Argonauta argo*, il peut y avoir 1 ou 3 globules polaires, au lieu de 2, nombre normal (9). *Dentalium entale* montre parfois un seul globule au lieu de 2 (10).

D. Variation de la position du blastoderme sur l'œuf dans les Céphalopodes. — Chez *Loligo pealei*, il a été trouvé un œuf avec le blastoderme sur le côté, au lieu d'être placé sur le sommet (11) (fig. 166). Dans *Sepia officinalis*, la variation de position a montré les cas suivants : embryon tout entier en dehors du pôle

---

(1) Meisenheimer, *Entwicklungsgeschichte von* Limax maximus. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXII, 1896, p. 422.)

(2) Kofoid, *On the early development of* Limax. (Bull. Mus. Comp. Zool., vol. XXVII, 1895, p. 45.)

(3) Pelseneer, *loc. cit.*, pp. 32 et 62.

(4) *Ibid.*, p. 65.

(5) *Ibid.*, p. 66.

(6) *Ibid.*, p. 72.

(7) *Ibid.*, p. 69.

(8) Warneck, *Ueber die Bildung und Entwickelung des Embryos der Gasteropoden.* (Bull. Soc. Natur. Moscou, vol. XXIII, 1850, p. 121, pl. II, fig. 22.)

(9) Ussow, *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* (Arch. de Biol., t. II, 1881, p. 581.)

(10) Lacaze-Duthiers, *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. VII, 1857, p. 207.)

(11) Watase, *Studies on Cephalopoda. I. Cleavage of the ovum.* (Journ. of Morphol., vol. IV, 1891, pl. IX, fig. 15.)

aigu ; ligne médiane de l'embryon passant hors du sommet de l'œuf; embryon non sur le méridien, mais perpendiculaire sur un « cercle de latitude » (lobe céphalique droit, par exemple, touchant le pôle aigu ; enfin (cas rare), embryon sur le pôle mousse (¹).

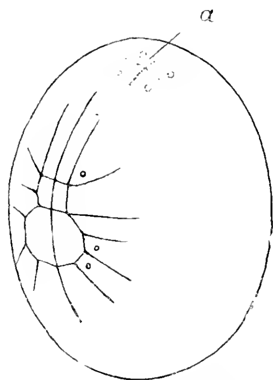


Fig. 166 — *Loligo pealei*, œuf avec blastoderme situé sur le côté de l'œuf (au pôle d'un petit axe). *a*, position normale du blastoderme. — D'après Watase.

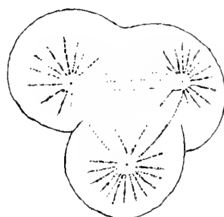


Fig. 167. — *Hermaea bifida*, œuf présentant un triaster à la première segmentation. — D'après Pelseneer (1911).

E. Segmentations a fuseaux multiples (Polyasters). — *a*) *A la première segmentation* — Chez *Tergipes despectus* et *Ancula cristata*, tétraster assez fréquent (²) ; triaster chez *Aplysia limacina* (³), *Hermea bifida* (⁴) (fig. 167) ; polyasters chez *Physa fontinalis* (⁵).

b) *Dans des segmentations ultérieures*. — Chez *Loligo pealei* (⁶), *Physa fontinalis* (stades 4 et 24) (⁷), *Trochus magus* (polyasters) (⁸).

(¹) Vialleton, *Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche* (Sepia officinalis). (Ann. Sci. nat. [Zool.], 7e série, t. VI, pp. 93 et 94 [tiré à part, p. 188].)

(²) Giard, *Sur la fécondation des Échinodermes et des Mollusques*. (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., VIe session. [Le Havre], 1878, p. 624.)

(³) Carazzi, *L'embriologia dell'* Aplysia. (Loc. cit., pl. XXIX, fig. 6 et 7.)

(⁴) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 66.)

(⁵) Wierzejsky, *Embryologie von* Physa fontinalis *L*. (Loc. cit., p. 513.)

(⁶) Watase, *loc. cit.*, p. 292.

(⁷) Wierzejsky, *loc. cit.*, p. 513.

(⁸) Robert, *Recherches sur le développement des Troques*. (Arch. Zool. expér., 3e serie, t. X, 1903, p. 32.)

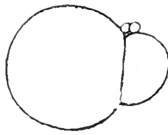


Fig. 168. — *Limnaea stagnalis*, œuf segmenté, montrant exceptionnellement deux premiers blastomères inégaux. — Original.

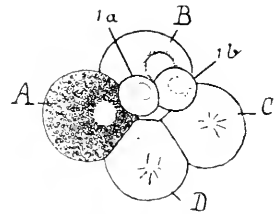


Fig. 169. — *Hermaea bifida*, œuf dont deux des quatre premiers blastomères sont segmentés avant les deux autres; vu par le pôle germinatif. — D'après Pelseneer (1911).

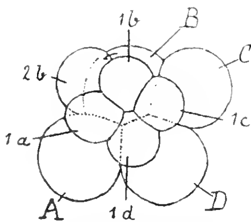


Fig. 170. — *Elysia viridis*, œuf dont un des quatre premiers blastomères a donné naissance à un second micromère, avant les trois autres. — D'après Pelseneer (1911).

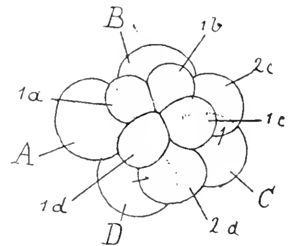


Fig. 171. — *Elysia viridis*, œuf dont deux macromères ont donné naissance à un second micromère, avant les deux autres. — D'après Pelseneer (1911).

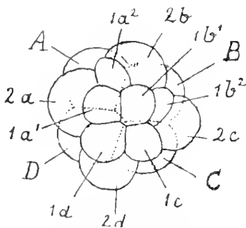


Fig. 172. — *Doris bilamellata*, œuf dont deux des premiers micromères se sont divisés avant les deux autres. — D'après Pelseneer (1911).

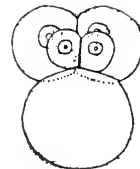


Fig. 173. — *Tethys fimbriata*, œuf dont l'un des deux premiers blastomères est resté indivis. — D'après Viguier.

F. VARIATION DE LA TAILLE RELATIVE DES PREMIERS BLASTOMÈRES DANS DES FORMES A SEGMENTATION ÉGALE. — Inégalité des blastomères observée parfois chez *Umbrella mediterranea* (1), *Patella vulgata* (2), *Lamellaria perspicua* (3), *Tergipes despectus* (4), *Hermea bifida* (5) et une fois chez *Limnaea stagnalis* (fig. 168).

G. ASYNCHRONISME, A DIVERS STADES, DE QUATRE CELLULES NORMALEMENT SYMÉTRIQUES ET SYNCHRONES (UNE PAIRE PARAISSANT AVANT L'AUTRE OU UNE CELLULE PARAISSANT AVANT SA SYMÉTRIQUE). — *a*) *Amphineures*. — *Chiton polii* (6).

b) *Gastropodes*. — *Cymbulia peroni* (7), *Aplysia punctata* (8), divers Nudibranches (fig. 169 à 172), *Tethys fimbriata* (9) (fig. 173), *Limax maximus* (10).

c) *Scaphopodes*. — *Dentalium entale* (11).

d) *Lamellibranches*. — *Unio* (12).

e) *Céphalopodes*. — *Loligo pealei* (13).

---

(1) HEYMONS, *Zur Entwicklungsgeschichte von* Umbrella mediterranea. (LOC. CIT., p. 247.)
(2) PATTEN, *The Embryology of* Patella. (ARB. ZOOL. INST. WIEN, Bd VI, 1886, p. 153.)
(3) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (LOC. CIT., p. 21, pl. IV, fig. 2 et 3.)
(4) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 62.
(5) *Ibid.*, p. 66.
(6) KOWALEVSKY, *Embryogénie du* Chiton Polii (*Philippi*). (ANN. MUSÉE MARSEILLE [ZOOL.], t. I, 1883, pl. I, fig. 12.)
(7) PELSENEER, *loc. cit.*, pl. XIII, fig. 17.
(8) *Ibid.*, pl. XIII, fig. 24.
(9) VIGUIER, *Contributions à l'étude du développement de la* Tethys fimbriata. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 3e série, t. VI, 1898, p. 42, pl. VII, fig. 9.)
(10) MEISENHEIMER, *Entwicklungsgeschichte von* Limax maximus. (LOC. CIT., p. 425, fig. 3.)
(11) LACAZE-DUTHIERS, *loc. cit.*, p. 210.
(12) LILLIE, *loc. cit.*, p. 22.
(13) WATASE, *loc. cit.*, p. 292, pl. XI, fig. 24 et 25.

H. Outre les variations précédentes, il a encore été observé, au cours de la segmentation, que les sillons polaires par lesquels se touchent les cellules B et D, au stade 4, peuvent

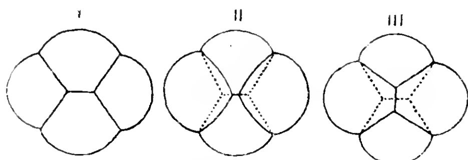


Fig. 174. — *Trochus magus,* trois œufs segmentés, au stade 4, vus par le pôle apical. I, sillons polaires parallèles et égaux; II, sillons parallèles et inégaux; III, sillons polaires croisés. — D'après Robert.

présenter des différences individuelles ; par exemple chez *Trochus magus,* où ces sillons peuvent être parallèles et égaux, parallèles et inégaux, ou enfin croisés [1] (fig. 174).

5. — EMBRYONS INCOMPLETS OU LARVES INCOMPLÈTES.

Dans *Trochus magus,* il en a été observé ne présentant que la partie antérieure [2]; chez des espèces à œufs nombreux dans chaque capsule, le fait n'est pas fort rare : *Crepidula* [3], *Purpura lapillus* (d'après mes propres observations).

6. — EMBRYONS MULTIPLES ET PLUS PARTICULIÈREMENT DOUBLES.

La question des monstres doubles n'a guère été étudiée en dehors des Vertébrés. Et pour ce qui concerne les Mollusques surtout, les observations en sont fort rares. La littérature

---

(1) Robert, *loc. cit.*, p. 40.
(2) Idem , *ibid.*, p. 31.
(3) Conklin, *The Embryology of* Crepidula. (Loc. cit., p. 32.)

ancienne ne fournit que le cas de *Limax* ([1]) et celui de *Philine* ([2]).

Mais encore ces deux cas montrent-ils une discordance, en ce sens que le premier est renseigné comme provenant de la division d'un œuf unique (bien que son origine n'ait pas été observée effectivement toutefois) ([3]), tandis que pour le second, il avait été constaté réellement et plusieurs fois, toujours dans des coques à œufs multiples, qu'il était produit par soudure de deux œufs ([4]).

Et d'autre part, il y avait encore discordance dans ce fait-ci, que, à propos de *Philine*, il est dit : « que d'Éolidiens, de Nudibranches, de gros ou petits Pectinibranches réunissent aussi dans une même loge un grand nombre d'œufs, et cependant, dans ces cas, les monstres doubles *ne se produisent pas*. Il y a donc comme une sorte de qualité particulière qui, d'un côté, favorise les adhérences, tandis que de l'autre, elle semble s'opposer à ce qu'elles aient lieu. L'explication est difficile à donner; mais qu'on la trouve ou non, *le fait est positif* » ([5]), tandis qu'à propos de *Limax*, il est indiqué que la même anomalie a été rencontrée dans des *Doris* et *Polycera* (Nudibranches) ([6]).

Depuis, cette contradiction a pu être dissipée par la rencontre de deux œufs soudés, mais sans que les embryons soient décrits ni le développement suivi, chez *Umbrella medi-*

([1]) GEGENBAUR, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Land-Pulmonaten.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd III, 1852, pl. XII.)

([2]) LACAZE-DUTHIERS, *Sur les monstres doubles des Mollusques* (*de la* Bullaea aperta). (COMPTES RENDUS ACAD. SCI. PARIS, t. XLI, 1855, p. 1247.) — Vingt ans plus tard, l'auteur a développé sa communication préliminaire, en l'accompagnant de figures, dans le mémoire : *Sur la formation de monstres doubles chez les Gastropodes.* (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 1re série, t. IV, 1875, p. 483, pl. XV.)

([3]) GEGENBAUR, *loc. cit.*, respectivement pp. 393 et 394.

([4]) LACAZE-DUTHIERS, *loc. cit.*, 1855, p. 1248.

([5]) DE LACAZE-DUTHIERS, *Arch. Zool. expér.*, 1re série, t. IV, p. 486.

([6]) GEGENBAUR, *loc. cit.*, p. 391.

terranea (1), *Limnaea stagnalis* (2), *Crepidula fornicata* (3) et *Physa fontinalis* (4). Plus récemment, j'ai décrit et figuré des embryons doubles de *Nassa reticulata* et de *Dendronotus arborescens* (5).

Mais ces embryons multiples jusqu'ici signalés chez des Mollusques ont été le plus souvent décrits tels qu'on les avait rencontrés par hasard : on ne les a guère « vus venir »; il n'en est pas un seul qui ait été suivi depuis le moment de sa formation jusqu'à son éclosion. De mon côté, dans les Pulmonés basommatophores (*Limnaea* et *Physa*), j'ai réussi à observer la constitution d'un certain nombre d'embryons multiples, par soudure de plusieurs œufs, et à en suivre les phases successives depuis cette origine parfois jusqu'à l'éclosion; je puis en même temps confirmer la variété de conformation de ces embryons multiples, au sein d'une même espèce. Il m'est ainsi possible d'apporter quelques éclaircissements au sujet de la formation des embryons doubles, etc., et de leur sort ultérieur.

1° *Nassa reticulata*. — C'est le seul Streptoneure dont des embryons multiples aient été décrits et suivis quelque peu (les embryons doubles et multiples de *Crepidula* et d'autres Prosobranches, signalés par Conklin, étaient des stades très jeunes et n'ont pas été décrits). Chaque coque de la ponte de *Nassa* renferme de très nombreux œufs; la soudure de deux ou trois d'entre eux se produit parfois; cette soudure a toujours lieu

---

(1) HEYMONS, *Zur Entwicklungsgeschichte von* Umbrella mediterranea *Lam.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LVI, 1893, p. 246.)

(2) NOURRY, *Observations embryogéniques de la* Limnaea stagnalis. (COMPTES RENDUS ASSOC. FRANÇ. AVANC. SCI., 27e session. [Nantes], 1899, p. 504.)

(3) CONKLIN, *The Embryology of* Crepidula. (JOURN. OF MORPHOL., vol. XII, 1897, p. 32.)

(4) WIERZEJSKI, *Embryologie von* Physa fontinalis *L.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXXXIII, 1905, p. 514.)

(5) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (MÉM. ACAD. BELG., t. III, 1911, respectivement pp. 45 et 64.)

après la gastrulation et avant la saillie du velum ; elle peut se faire en des points variés, mais toujours homologues entre eux.

Ainsi l'union peut se produire par le bord du manteau : les deux coquilles sont alors juxtaposées (fig. 175) ; ou bien elle

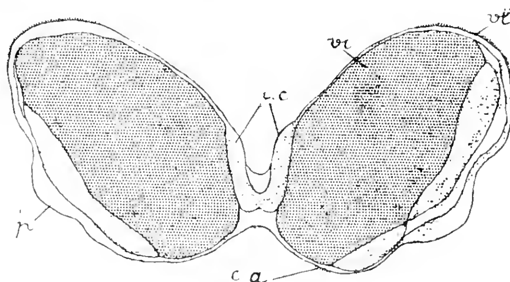


Fig. 175. — *Nassa reticulata,* embryon double, dont les composants sont soudés par le bord du manteau, vu de côté. *c. a*, cils anaux ; *i. c*, invagination préconchylienne ; *p*, pied ; *vi*, vitellus ; *vl*, velum. — D'après Pelseneer (1911).

peut se faire par les côtés de la tête, auquel cas il y a alors un velum en apparence unique, mais deux sacs viscéraux et deux coquilles distinctes (fig. 176 A). Dans tous les cas, les axes des

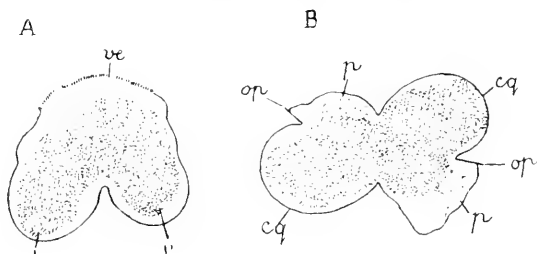


Fig. 176. — *Nassa reticulata,* deux embryons doubles, assez avancés : A, soudés par la masse céphalo-pédieuse, avec velum unique et deux masses viscérales dirigées du même côté, vu par-dessus. I, II, les deux masses viscérales avec leurs endodermes réunis en avant ; *ve*, velum. — Original. — B, soudés par la nuque, avec les deux masses viscérales dirigées en sens inverse, vu de côté. *cq*, coquille ; *op*, opercule ; *p*, pied. — Original.

deux embryons sont parallèles ou à très peu près, mais orientés soit dans le même sens, soit en sens inverse. Le développement d'embryons soudés par la région céphalique a parfois pu être suivi assez loin, jusqu'au moment où l'opercule était déjà très grand (fig. 176 B).

Une fois, il a été rencontré un embryon triple où la soudure s'était opérée par la masse céphalo-pédieuse; l'embryon montrait ses yeux distincts, ainsi que les trois masses viscérales et leurs coquilles (fig. 177).

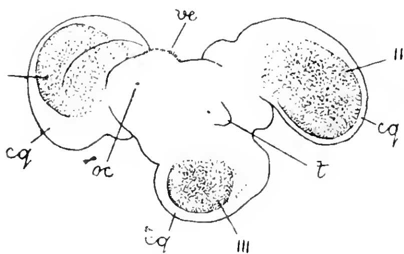


Fig. 177. — *Nassa reticulata*, embryon triple, dont les composants sont unis par leurs masses céphalo-pédieuses, vu par-dessus. *cq*, coquille; *oc*, œil; *t*, tentacule (la larve de *Nassa* n'en a d'abord qu'un seul, le droit); *ve*, velum; I, II, III, les trois endodermes. — Original.

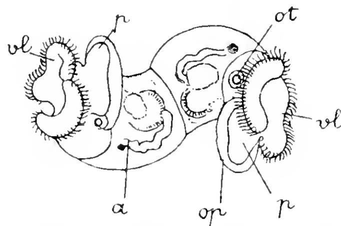


Fig. 178. — *Philine aperta*, embryon double, dont les deux composants sont soudés par la partie postérieure de leurs coquilles (et de leurs manteaux conséquemment), vu de côté. *a*, anus; *op*, opercule; *ot*, otocyste; *p*, pied; *ve*, velum. — D'après De Lacaze-Duthiers.

2° *Philine aperta*. — C'est un des premiers Mollusques où la formation de monstres doubles ait été constatée; les gastrulas s'y soudent par des points homologues qui peuvent être assez variés : dos à dos, par les côtés latéraux, par les invaginations préconchyliennes ou par les coquilles (fig. 178), et exceptionnellement par le pied ([1]).

([1]) Les observations de Lacaze-Duthiers (*loc. cit.*) ont été confirmées par Guiart (*Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspides* [Mém. Soc. Zool. France, t. XIV, 1901, p. 177, fig. 116]), ainsi que par Tur (*Sur les pontes anormales chez* Philine aperta *L.* [Arch. f. Entwicklungsmech., Bd XXX, 1910, p. 367]); ce dernier auteur trouve cependant que dans ces pontes anormales (à coques contenant de 2 à 8 œufs), la production de monstres doubles n'est pas plus fréquente que dans d'autres animaux, et que la soudure n'a pas lieu nécessairement toujours par des régions analogues : dans une coque trop étroite et tubiforme, des œufs peuvent se souder irrégulièrement en une larve géante où l'on reconnait le nombre de composants par les ébauches des « reins ».

3° *Dendronotus arborescens.* — Les embryons doubles cités plus haut de *Doris, Polycera* et de *Umbrella mediterranea* n'ayant été ni figurés ni décrits, ceux de *Dendronotus* sont, avec ceux de *Philine,* les seuls bien connus parmi les Opisthobranches.

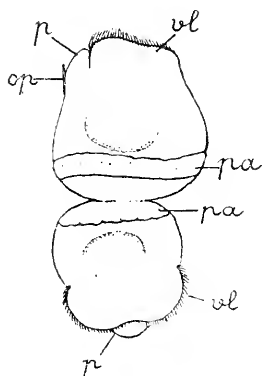


Fig. 179. — *Dendronotus arborescens,* embryon double dont les deux composants sont soudés par les invaginations préconchyliennes, vue latérale. *op*, opercule; *p*, pied; *pa*, manteau; *vl*, velum. — Original.

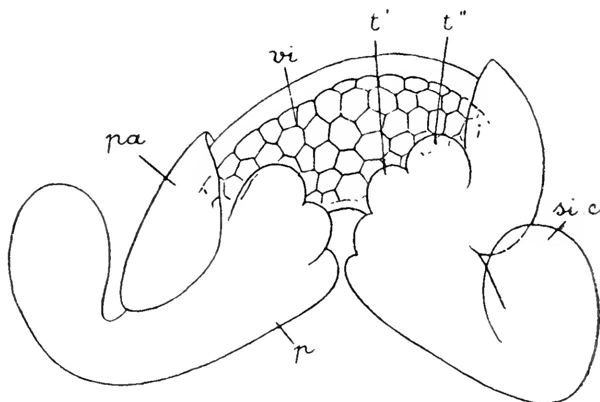


Fig. 180. — *Limax agrestis,* embryon double, dont les deux composants sont soudés par la saillie cervicale, vu de côté. *p*, pied; *pa*, manteau; *si. c*, sinus caudal; *t'*, *t''*, tentacules antérieur et postérieur; *vi*, vitellus. — D'après Gegenbaur.

Chez cette espèce, chaque capsule de la ponte ne renferme normalement qu'un seul œuf. Dans des capsules exceptionnelles qui en contenaient deux, j'ai vu deux fois ces œufs se souder à l'état de gastrula. Il s'est formé ainsi des embryons doubles dans lesquels la soudure s'était opérée par des points homologues, notamment par les invaginations préconchyliennes (fig. 179).

° *Limax agrestis.* — L'unique cas connu n'a pas été observé dès l origine du développement, mais il a été suivi jusqu'à l'éclosion. Les deux embryons constituant étaient orientés en sens inverse et unis par leur région nuchale ; ils étaient distincts pour la plus grande partie de leur corps; leurs masses endodermiques n'étaient que juxtaposées (fig. 180).

5° *Pulmonés basommatophores.* — Parmi les Pulmonés, en dehors du *Limax* ci-dessus, on a constaté la formation d'embryons doubles dans *Limnaea stagnalis*, mais à développement arrêté au bout de trois ou quatre jours (1); et on a signalé chez *Physa fontinalis* des embryons multiples par soudure, qui n'ont été ni suivis très loin ni décrits (2). Pour ma part, il m'a été possible d'étudier la formation d'embryons multiples dans les divers groupes de Gastropodes, non seulement Streptoneures *(Nassa)* et Opisthobranches *(Dendronotus)*, mais surtout Pulmonés basommatophores. Chez ces derniers, j'ai pu porter plus particulièrement mon attention sur les « monstres » doubles et en étudier plus souvent et plus à loisir.

S'il ne m'a pas été possible de mener tous les cas jusqu'à l'éclosion, c'est ou bien que la monstruosité n'était pas viable, ou bien surtout par suite de conditions défectueuses dans l'élevage, notamment parce que plusieurs de ces embryons doubles de *Limnaea* et de *Physa* avaient pris naissance dans des coques à plus de deux œufs. Il en résulta qu'ils furent gênés dans leur évolution ultérieure par un ou plusieurs autres embryons normaux développés en même temps. Leur rotation d'abord ralentie et même finalement empêchée entraîna le ralentissement et l'arrêt des courants actifs à l'intérieur de la coque et par suite une aération insuffisante et défavorable au développement prospère des embryons.

Les deux espèces de Basommatophores qui m'ont procuré des embryons multiples sont *Limnaea stagnalis* et *Physa fontinalis*.

a) Dans *Limnaea stagnalis*, les embryons doubles ne sont pas rarissimes. En effet, j'en ai observé *sept* sur un peu plus de 205,590 œufs, soit 6,230 pontes avec 33 coques en moyenne. Aucune de ces pontes *n'a été obtenue en captivité*, toutes ont été récoltées dans les conditions naturelles. Sur les 205.590 coques,

---

(1) Nourry, *loc. cit.*, p. 504.
(2) Wierzejski, *loc. cit.*, p. 514.

il s'en est trouvé 326 avec plus d'un œuf ou embryon, soit une sur environ 632.

Une ponte à elle seule se présentait avec 24 coques dans ce cas; une avec 17, une avec 14, une avec 12, trois avec 6, quatre avec 5, quatre avec 4, six avec 3, quatorze avec 2; enfin, 147 pontes renfermaient chacune *une* coque avec des œufs ou des embryons multiples, soit en tout 195 pontes ou une sur près de 33.

Une fois, les embryons multiples d'une même *coque* étaient au nombre de 12, deux autres fois de 10, trois fois 8, deux fois 7, deux fois 6, une fois 5, treize fois 4, trente-quatre fois au nombre de 3 (dans une même ponte, de 13 coques seulement, 3 coques à embryons multiples contenaient respectivement 4, 3 et 2 embryons); ailleurs (268 coques), il y avait 2 œufs ou embryons.

Très ordinairement, quand une ponte présente une coque avec des embryons multiples, c'est parmi les dernières; le plus souvent même, c'est la dernière de toutes, sans qu'il en soit toujours ainsi cependant. Il en est de même dans diverses autres formes, notamment *Philine*, *Physa*, etc.; c'est quand la ponte est près de s'achever, un peu précipitamment, qu'il y a le plus de chances de voir plusieurs œufs englobés dans une même coque; et l'on peut même provoquer le fait artificiellement, en inquiétant l'animal pendant la ponte.

Le plus généralement, lorsqu'il y a plusieurs embryons dans une coque, ils continuent leur développement indépendamment l'un de l'autre. Rarement il y a arrêt de développement de ces embryons ou de l'un d'eux. Enfin, dans des cas exceptionnels [1], deux embryons se soudent l'un à l'autre. J'ai observé la chose sept fois sur plus de 205,590 œufs et 326 coques à plus d'un œuf, soit sur près de 2 °/₀ (1 sur 46) de ces coques multiovulées ou sur 0,0035 °/₀ de la totalité des œufs. De ces embryons doubles, une partie seulement ont éclos; les autres ont vu leur

---

[1] Mon expérience personnelle n'est pas ici d'accord avec les indications de Nourry (*loc. cit.*), d'après lequel les exemples d'accolement sont fréquents, mais n'aboutissent pas !

évolution arrêtée, mais vers le tard, peut-être par suite de conditions défectueuses du milieu, en captivité, et aussi parce que dans une coque à six œufs, où deux paires soudées se sont rencontrées, l'une d'elles n'a pas évolué très loin, tuée, écrasée, par le plus gros des embryons, une seule paire double arrivant à éclore.

b) Dans *Physa fontinalis*, les cas d'embryons multiples paraissent proportionnellement plus fréquents que dans *Limnaea stagnalis*, au moins en captivité, car il en a été rencontré à peu près autant d'exemples sur un nombre de pontes beaucoup moins considérable, renfermant, en outre, chacune une plus petite quantité de coques (une dizaine en moyenne).

Chaque fois qu'une soudure se réalisait dans l'une de ces deux espèces, j'ai constaté que c'était avant le stade véliger ; et, d'autre part, je ne l'ai jamais vue se constituer avant la gastrulation. C'est donc pendant la période comprise entre ces deux stades que j'ai examiné soigneusement quantité de coques renfermant deux œufs ou davantage; et constatant que le phénomène de conjonction se produisait rarement d'une façon spontanée, j'y ai aidé, vers la fin de mes recherches, par un procédé artificiel assez simple : quand la ponte est située horizontalement dans l'eau (fixée sous une feuille flottante : *Hydrocharis*, *Nenuphar*, etc.), les deux œufs présents dans une même coque ne se trouvent pas en constact immédiat, séparés par le fluide albumineux assez consistant qui emplit la coque, le grand axe de celle-ci étant lui-même horizontal dans cette position. Mais en plaçant la ponte verticalement et en exécutant un mouvement de balancement prolongé, la force centrifuge pousse les deux œufs (gastrulas) d'une même coque plus près l'un de l'autre et même en contact.

J'ai vu s'établir ainsi le premier accolement en deux points symétriques par un court filament extrêmement mince, s'épaississant ensuite progressivement (fig. 210).

Il ne m'est naturellement pas permis d'assurer que sans cette cause mécanique (pression des deux embryons l'un contre l'autre,

amenée par le balancement de la ponte), la soudure ne se fut pas produite. Mais il est absolument certain que ce même essai qui avait abouti avec des gastrulas, n'a *jamais réussi* avec des embryons qui avaient atteint le stade veliger ou une phase plus avancée; les mouvements rapides de ces embryons sont évidemment un obstacle à leur contact prolongé. Entre les deux stades gastrula et veliger, il y a au contraire deux conditions réunies qui favorisent et facilitent la soudure :

1. La membrane cellulaire plus mince que dans des œufs non segmentés ou aux premières phases de la segmentation.

2. La différenciation des protoplasmes, rendant plus aisée l'union de ceux qui (en des points homologues) sont précisément différenciés de la même façon.

Il est vraisemblable qu'à l'état naturel, des œufs réunis dans une même coque peuvent ainsi presser l'un sur l'autre et se toucher par un point, et que le frottement, amincissant et usant la membrane cellulaire déjà fort mince, cause la confluence des protoplasmes.

Le nombre relativement considérable de monstres doubles rencontrés et suivis dans ces Pulmonés basommatophores permet d'établir pour eux une classification suivant la progression croissante de la fusion, classification que l'expérience permettra peut-être d'étendre aux autres Gastropodes :

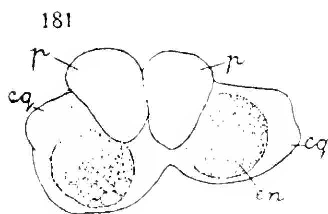
I. — Les deux invaginations préconchyliennes séparées : deux coquilles distinctes :

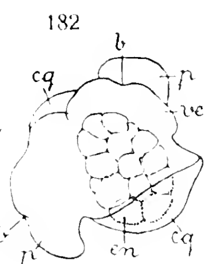
1. Les deux endodermes demeurant entièrement séparés. (*Limnaea*, fig. 181.)
2. Les deux endodermes largement juxtaposés. (*Limnaea*, fig. 182; *Physa*, fig. 187.)

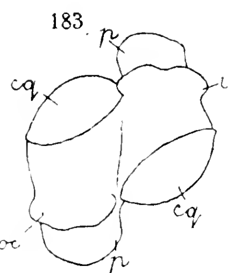
II. — Les invaginations préconchyliennes juxtaposées : deux coquilles accolées : Les deux endodermes juxtaposés. (*Physa*, fig. 193.)

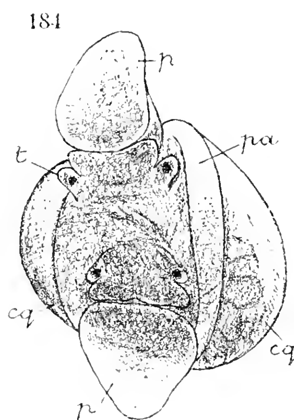
III. — Les invaginations préconchyliennes unies : une coquille unique :

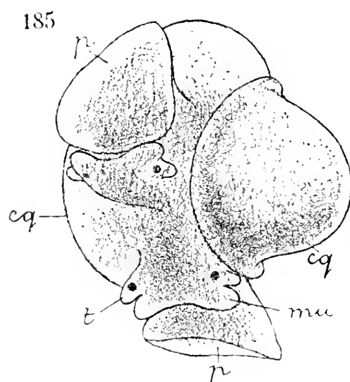
1. Endodermes juxtaposés. (*Limnaea*, fig. 199; *Physa*, fig. 225 bis.)
2. Endodermes fusionnés. (*Physa*, fig. 209; *Limnaea*, fig. 213, 221 et 222.)

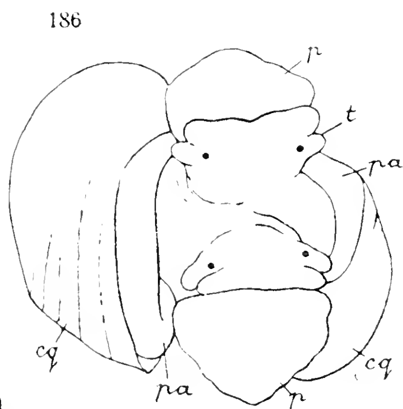

181
p
p
cq
cq
en

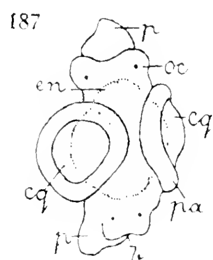

182
b
cq
p
ve
b
p
en
cq

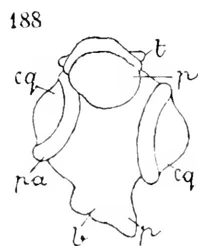

183
p
cq
i
cq
oc
p


184
p
t
pa
cq
cq
p

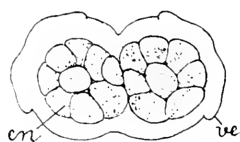

185
p
cq
cq
t
mu
p


186
p
t
pa
cq
pa
cq
p

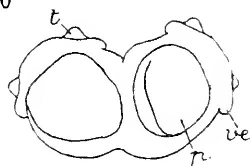

187
p
oc
en
cq
cq
pa
p
b


188
t
cq
p
pa
cq
b
p

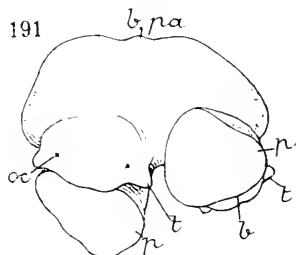
189



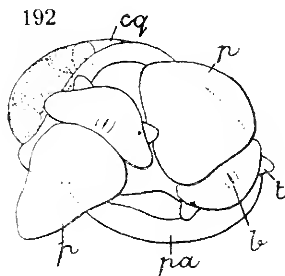
190



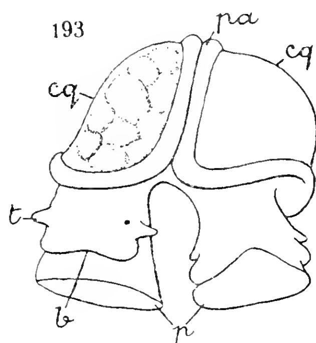
191



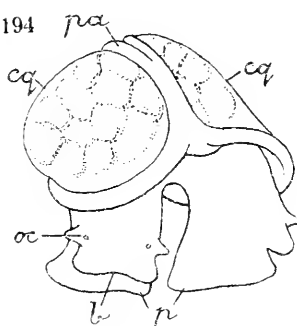
192



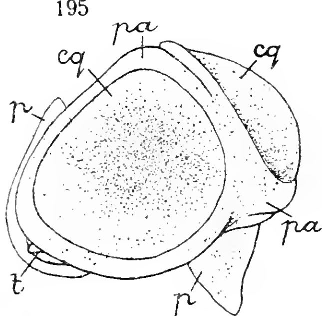
193



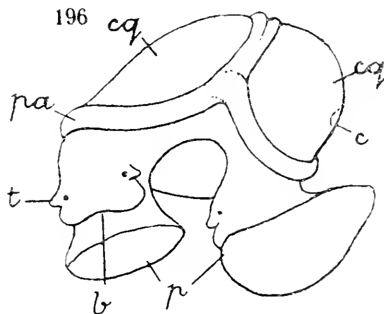
194

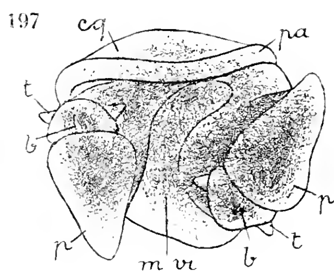


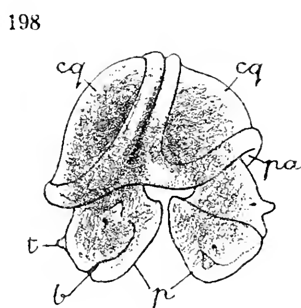
195

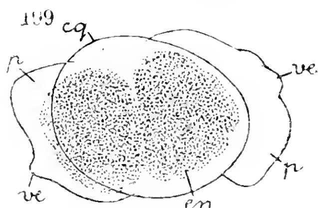


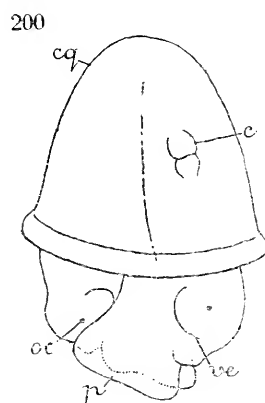
196

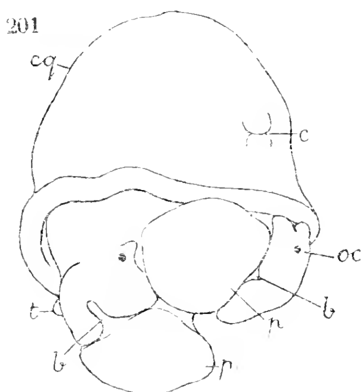


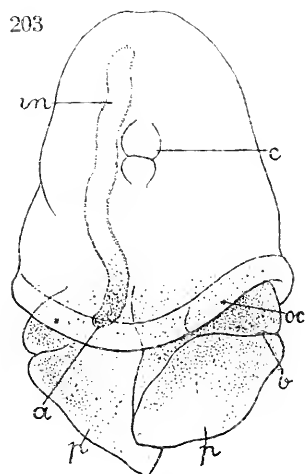

197
cq
pa
t
b
p
m
vr
b
t
p

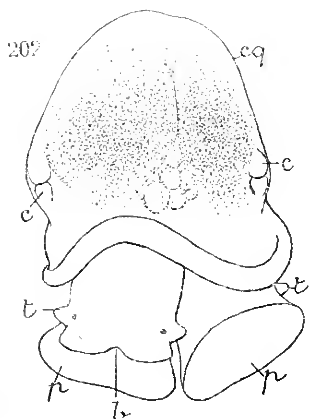

198
cq
cq
pa
t
b
p


199
cq
p
ve
p
ve
en

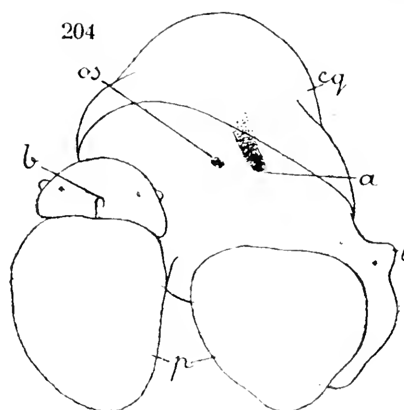

200
cq
c
oc
ve
p


201
cq
c
oc
b
t
p
b
p

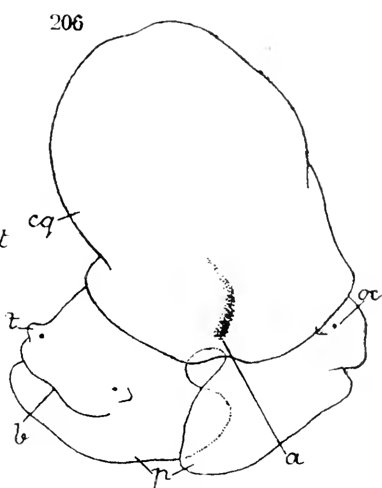

203
in
c
oc
b
a
p
p


202
cq
c
c
t
t
p
b
p

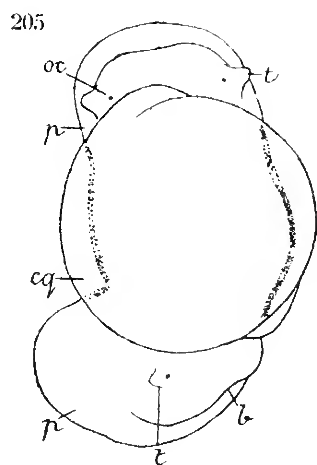
204



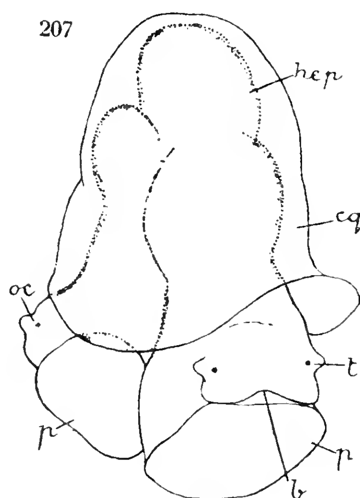
206



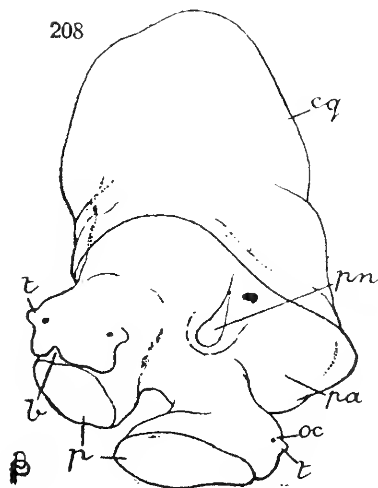
205



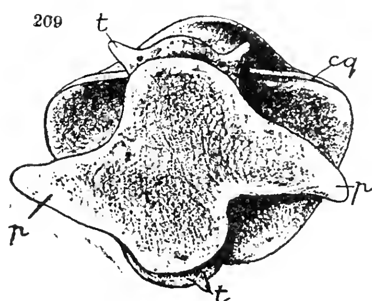
207



208



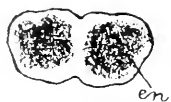
209



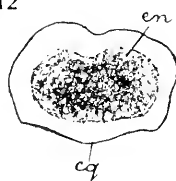
210



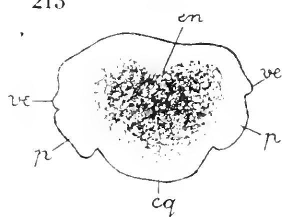
211



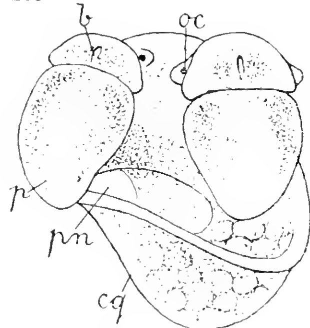
212



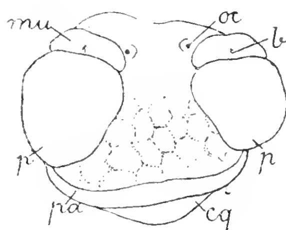
213



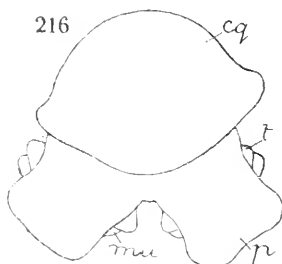
215



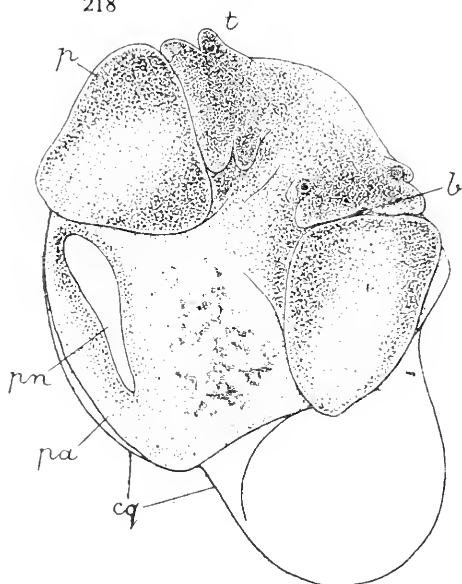
214



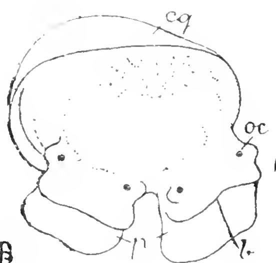
216

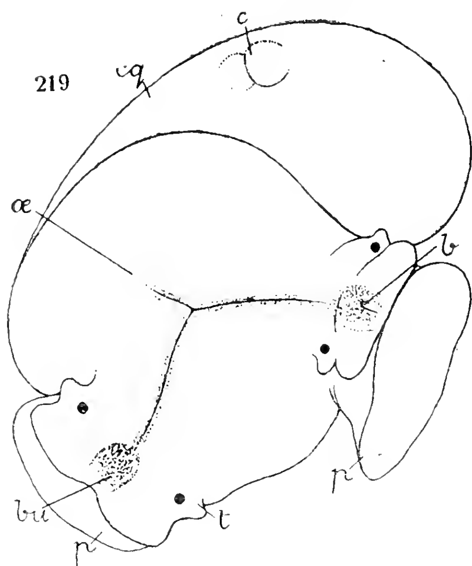


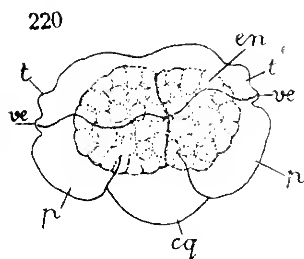
218

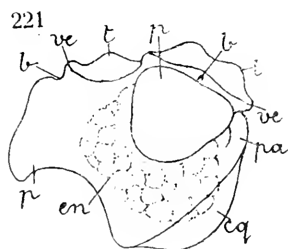


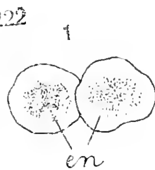
217

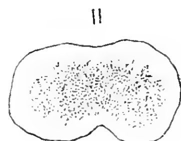


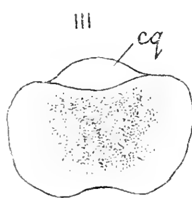

219
c
cq
œ
b
p
bu
p
t

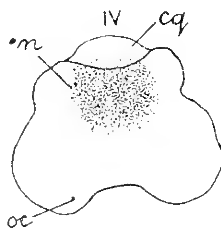

220
en
t
t'
ve
ve
p
p
cq

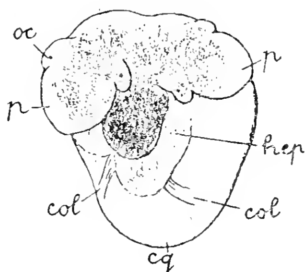

221
ve
t
p
b
b
ve
pa
p
en
cq

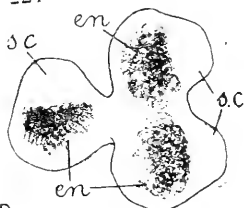

222
I
en


II


III
cq


IV
cq
en
oc


223
oc
p
p
hep
col
col
cq


224
en
s c
s.c
en
en

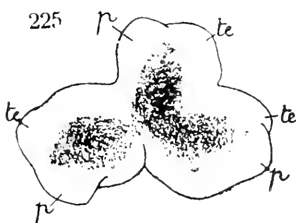

225
p
te
te
te
p
p

Fig. 181 à 225, embryons multiples de Pulmonés basommatophores. Lettres communes : *a*, anus ; *b*, bouche ; *b. pa*, bord du manteau séparant deux coquilles ; *bu*, bulbe buccal ; *c*, cœur ; *col*, muscle columellaire ; *cq*, coquille ; *en*, endoderme ; *hep*, lobe du foie ; *in*, intestin rectal ; *m. vi*, masse viscérale ; *mu*, mufle ; *oc*, œil ; *œ*, œsophage ; *os*, osphradium ; *p*, pied ; *pa*, manteau ; *pn*, pneumostome ; *s. c*, saillie céphalique (gastrula de *Physa*) ; *t*, tentacule ; *te*, tête ; *ve*, velum.

Fig. 181. — *Limnaea stagnalis*, embryon double, à deux masses viscérales distinctes et deux pieds soudés dans leur partie médiane par les côtés de nom différent ; vue ventrale. — Original.

Fig. 182. — *Limnaea stagnalis*, embryon double à deux composants soudés par leurs côtés gauches (région nuchale), phase où les coquilles sont déjà bien formées ; vu par la face antéro-dorsale de l'un des embryons soudés. — Original.

Fig. 183. — Le même embryon un peu plus âgé (les yeux ont apparu), vu par la face dorsale commune. — Original.

Fig. 184, 185 et 186, trois stades ultérieurs du même embryon double, montrant le déplacement progressif des deux masses céphalo-pédieuses l'une par rapport à l'autre ; le troisième stade est celui de l'éclosion. — Original.

Fig. 187. — *Physa fontinalis*, embryon double dont les deux composants sont unis par leur côté droit, sans que leurs invaginations préconchyliennes soient en contact ; vue ventrale. — Original.

Fig. 188. — Le même embryon un peu plus âgé, vu dorsalement. — Original.

Fig. 189. — *Physa fontinalis*, embryon double dont les deux composants sont soudés par la partie postérieure des côtés différents, le quatrième jour après la soudure ; vue dorsale. — Original.

Fig. 190. — Le même embryon au sixième jour après la soudure, vue ventrale. — Original.

Fig. 191. — Le même embryon au neuvième jour après la soudure, vu par le côté antéro-ventral de l'individu à deux yeux. — Original.

Fig. 192. — Le même embryon au neuvième jour, vue ventrale. — Original.

Fig. 193. — Le même embryon au dixième jour, vu par le côté antérieur de l'individu à un seul œil. — Original.

Fig. 194. — Le même embryon au dixième jour, vu par le côté antérieur de l'individu à deux yeux. — Original.

Fig. 195. — Le même embryon au onzième jour, vu dorsalement, les deux coquilles presque en contact et les bords du manteau partiellement soudés. — Original.

Fig. 196. — Le même embryon au douzième jour après la soudure, vu par l'extrémité antérieure de l'individu à deux yeux. — Original.

Fig. 197. — Le même embryon au treizième jour, vu ventralement. — Original.

Fig. 198. — Le même embryon au dix-septième jour (peu avant l'éclosion), vu par l'extrémité antérieure de l'individu à un seul œil. — Original.

Fig. 199. — *Limnaea stagnalis*, embryon double dont les deux composants sont unis par la partie postérieure, suivant leurs côtés gauches ; vue dorsale, quelques jours après la soudure. — Original.

Fig. 200. — Le même embryon plus âgé de trois jours, vu par un des côtés latéraux. — Original.

Fig. 201. — Le même embryon un jour plus tard, vu obliquement par-dessous. — Original.

Fig. 202. — Le même embryon au même âge, vu par un des côtés antérieurs. — Original.
Fig. 203. — Le même embryon deux jours plus tard, vu obliquement par un des côtés latéraux. — Original.
Fig. 204. — Le même embryon trois jours plus tard, vu obliquement par-dessous. — Original.
Fig. 205. — Le même embryon au même âge, vu dorsalement. — Original.
Fig. 206. — Le même embryon un jour plus tard, vu par un des côtés latéraux. — Original.
Fig. 207. — Le même embryon quatre jours après, vu par un des côtés antérieurs. — Original.
Fig. 208. — Le même embryon au moment de l'éclosion, vu obliquement un peu en dessous, par un des côtés latéraux. — Original.
Fig. 209. — *Physa fontinalis,* embryon double avec partie postérieure du corps et coquille communes; vu ventralement. — Original.
Fig. 210 à 213. — *Limnaea stagnalis,* quatre stades successifs de la fusion de deux embryons, montrant tour à tour : *a*) les deux gastrulas confluentes en un point; *b*) la soudure sur une plus grande surface, les endodermes encore distincts; *c*) la fusion des deux endodermes et des deux invaginations préconchyliennes qui forment une seule coquille; *d*) les deux velums et les deux pieds distincts; vues ventrales. — Original.
Fig. 214. — Le même embryon double plus âgé, après l'apparition des yeux, vue ventrale. — Original.
Fig. 215. — Le même embryon encore plus avancé mais avant toute torsion, vue antérieure. — Original.
Fig. 216. — Le même embryon à l'âge de la précédente figure, mais vu postérieurement. — Original.
Fig. 217. — Le même embryon plus avancé, au commencement de la torsion, vu ventralement. — Original.
Fig. 218. — Le même embryon à l'éclosion, vu ventralement. — Original.
Fig. 219. — Le même embryon au même stade que la figure précédente, mais vu antérieurement. — Original.
Fig. 220. — *Limnaea stagnalis,* embryon double formé par deux composants soudés suivant leurs côtés différents de la partie postérieure; vue ventrale. — Original.
Fig. 221. — Le même embryon un peu plus avancé (les deux endodermes complètement fusionnés), vue ventrale pour un des individus, latérale pour l'autre. — Original.
Fig. 222. — *Limnaea stagnalis,* quatre stades successifs de la formation d'un embryon double, aux dépens de deux individus soudés par les côtés différents de leurs parties postérieures. I, confluence des deux gastrulas; II, fusion des deux endodermes; III, production d'une coquille unique par les deux invaginations préconchyliennes soudées; IV, apparition des yeux de l'un des individus. — Original.
Fig. 223. — Le même embryon au stade plus avancé qu'il atteignit, vu ventralement. — Original.
Fig. 224. — *Physa fontinalis,* trois œufs soudés à la première phase de leur union. — Original.
Fig. 225. — *Physa fontinalis,* embryon triple au commencement du stade véliger. — Original.

a) Invaginations préconchyliennes entièrement séparées. — 1. *Endodermes demeurant séparés.* — *Limnaea stagnalis.* — Un exemple de ce premier cas n'a pas évolué jusqu'au bout : la soudure était effectuée par deux points homologues, mais appartenant à deux côtés différents; les masses viscérales et les coquilles demeurant distinctes, les deux pieds soudés par leurs côtés latéraux se confondaient progressivement (fig. 181).

2. *Endodermes largement juxtaposés.* — α. *Limnaea stagnalis.* — La soudure par deux points semblables et symétriques était déjà effectuée depuis deux jours environ lorsque la ponte a été recueillie. Le contact s'était établi par le côté gauche, entre la tête et le manteau, sur une certaine longueur; la soudure n'intéressait toutefois que les téguments, aussi bien à l'éclosion qu'aux débuts, et chaque embryon gardait son organisation propre et complète; les deux embryons étaient orientés en sens inverse (fig. 182 et 183). D'abord placés côte à côte, ils rapprochèrent progressivement leurs axes parallèles, jusqu'à les avoir à peu près dans le prolongement l'un de l'autre (fig. 184); leurs deux têtes se rapprochèrent également ainsi, au cours de la croissance dans l'œuf, par suite de l'extension des masses viscérales. Les deux coquilles entièrement distinctes s'enroulèrent progressivement comme chez des embryons normaux; mais les deux surfaces pédieuses reptatrices, primitivement parallèles quoique opposées, ne restèrent pas dans le même plan et firent entre elles un angle presque droit (fig. 185). Ainsi conformés, les deux individus soudés ne purent non plus après l'éclosion (fig. 186) ramper simultanément, et renversés, les pieds en l'air, par le poids de leurs coquilles, il ne purent se nourrir et périrent rapidement (le *Limax* double ci-dessus était au même degré de soudure).

β. *Physa fontinalis.* — Une ponte recueillie dans les conditions naturelles a montré une coque renfermant deux embryons

unis, comme le *Limnaea* précédent, par les côtés gauches, d'une façon peu profonde, et dont les invaginations préconchyliennes restaient complètement distinctes (fig. 187). Ces deux embryons étaient orientés en sens inverse et les deux têtes se trouvaient à peu près aux deux extrémités d'un même axe (fig 188). Cet embryon double n'est pas arrivé à l'éclosion ; son développement s'est arrêté deux jours après le stade représenté figure 188, le changement ultérieur ayant été très minime.

b) Invaginations préconchyliennes juxtaposées. — *Physa fontinalis*. — Dans une coque à six œufs, deux de ces derniers se sont unis par deux points semblables de leurs masses viscérales, appartenant à deux côtés différents ; les axes des deux embryons faisaient à l'origine un angle d'environ 110 degrés (fig. 190). Les parties antérieures demeuraient distinctes, ainsi que les deux masses endodermiques, seulement contiguës (fig. 189) ; mais les bords des invaginations préconchyliennes étaient en contact. L'un des individus n'a pas constitué l'œil droit (fig. 193).

Les deux embryons ont subi, chacun de son côté, la torsion gastropodienne ; l'un d'eux semble avoir tourné, par rapport à l'autre resté relativement fixe, avec les masses viscérales ; les axes des deux embryons ont fait un angle qui s'est ainsi progressivement ouvert de façon à atteindre environ deux droits. De sorte que les deux composants paraissent finalement orientés en sens inverse (fig. 195) et soudés parallèlement l'un à l'autre par leurs côtés gauches et que leurs pneumostomes deviennent ainsi confluents (fig. 197). Comme dans tous les Gastropodes sénestres adultes, le cœur y est passé à droite (fig. 196). Mais les coquilles n'ont pu acquérir leur forme habituelle spiralée, par suite de leur compression mutuelle ; elles sont, en effet, étroitement contiguës et le bord du manteau qui les entoure est même partiellement unique entre elles deux (fig. 194 et 195).

Ce double embryon a atteint à peu près le stade de l'éclosion (fig. 198) ; mais les quatre autres embryons simples de la même coque, à croissance plus rapide, ont finalement écrasé l'embryon double moins agile et arrêté son développement au dix-septième jour après la soudure.

c) Invaginations préconchyliennes unies. — 1. *Endodermes juxtaposés*. — α. *Limnaea stagnalis*. — Les deux composants étaient soudés depuis quelques jours quand ce double embryon fut trouvé dans une coque à trois œufs originels. La soudure avait eu lieu par des points symétriques (côtés gauches de la masse viscérale, jusques et y compris les invaginations préconchyliennes) ; les deux composants étaient donc orientés en sens inverse (fig. 199 et 206). L'embryon ainsi formé avait une masse viscérale d'abord hémisphérique, puis conique, et une coquille nécessairement de même forme, unique par suite de la coalescence des deux invaginations préconchyliennes (fig. 200) : un léger sillon montrait encore, au sommet et même vers le bord, la ligne de jonction (fig. 200, 201 et 206). Les deux masses céphalo-pédieuses étaient demeurées entièrement distinctes.

Aucune des deux moitiés de la masse viscérale composite n'avait subi de torsion ; chaque cœur apparu périphériquement à droite y est resté (fig. 202) ; de même, la cavité palléale et le rectum sont demeurés, avec leurs pneumostome, osphradium et anus respectifs, en arrière à gauche (fig. 203, 204 et 208) ; chaque embryon avait conservé son individualité, malgré une coquille commune. Contrairement à ce qui s'observe dans la généralité des embryons de Gastropodes, ce monstre double présentait dans la coque de l'œuf un mouvement de rotation dextre (lorsqu'on le regardait par la face orale).

β. *Physa fontinalis*. — Deux gastrulas se sont soudées par leurs côtés latéraux et sont orientées dans le même sens, avec leurs axes parallèles (fig. 225 bis, A) ; ultérieurement, les invagi-

nations préconchyliennes s'unissent et les masses endodermiques viennent en contact (fig. 225 bis, B), sans toutefois se fusionner; les deux têtes et les pieds restent distincts (fig. 225 bis, C); et le développement s'arrête avant l'apparition des yeux (fig. 225 bis, D).

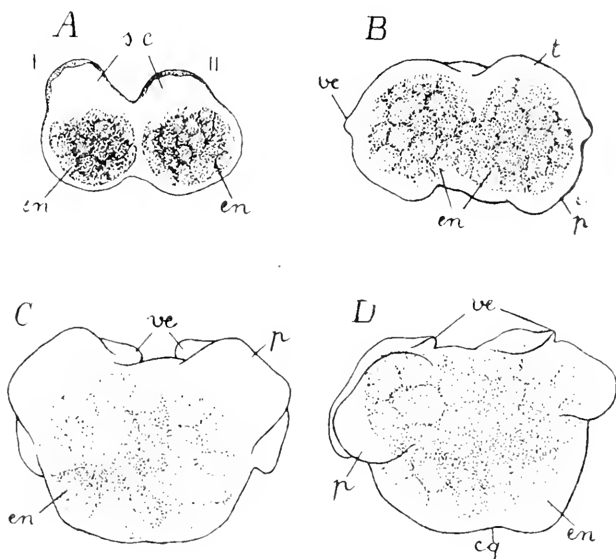


Fig. 225 bis. — *Physa fontinalis,* embryon double dont les composants sont unis en leur partie postérieure, par leurs côtés de nom contraire. A, soudure superficielle des gastrulas; B, apparition des pieds, vue ventrale; C, stade plus avancé, vue postérieure; D, phase encore plus avancée, vue ventrale. *cq*, coquille; *en*, endoderme; *p*, pied; *s. c.* saillie céphalique; *t*, tête; *ve*, velum; I et II, les deux embryons. — Original.

2. *Endodermes fusionnés.* — α. *Physa fontinalis.* — A l'intérieur d'une ponte récoltée dans les conditions naturelles normales, alors que le développement en était déjà assez avancé, une coque renfermait un embryon double; la masse viscérale en était unique et la coquille de forme symétrique, mais enroulée cependant, de sorte qu'elle avait un bord extérieur (fig. 209). L'union s'étendait jusqu'au milieu des deux masses pédieuses, soudées par leur côté droit (fig. 209, *p*); les deux têtes étaient

demeurées distinctes et orientées, ainsi que les pieds d'ailleurs, en sens inverse; la communauté d'organisation allait jusqu'à un seul tube digestif (sauf dans la partie tout à fait antérieure) et un seul cœur à droite (relativement au bord de la coquille).

β. *Limnaea stagnalis.* — Dans une coque à deux œufs, j'ai provoqué artificiellement (voir plus haut, p. 316) la confluence des deux gastrulas (fig. 210); la soudure s'est étendue progressivement et a gagné les deux endodermes avant le stade veliger (fig. 211 et 212). Il s'est constitué deux masses céphalopédieuses (fig. 213), mais une seule masse viscérale et une seule coquille (fig. 214 et 215) presque symétrique, à enroulement ventral; l'unité d'organisation est d'ailleurs poussée très loin : le tube digestif n'est double que dans sa portion tout à fait antérieure (fig. 219); les deux œsophages s'unissent assez bien avant d'arriver à l'estomac unique.

La soudure s'est effectuée par deux points homologues, mais de côtés différents; les deux embryons sont orientés dans le même sens, leurs axes ne faisant entre eux qu'un angle peu important (fig. 215, 217 et 218).

La masse viscérale unique subit la même torsion que celle d'un embryon simple normal : la cavité palléale unique avec son pneumostome est progressivement déplacée vers la droite (fig. 215 et 218), tandis que le cœur unique est transporté vers la gauche (fig. 219), et la coquille unique est enroulée en spirale dextre et endogastrique.

C'est là le type d'embryon double qu'il m'a été donné d'observer le plus souvent dans *Limnaea stagnalis* (coquille unique, endodermes soudés, union par des côtés différents). J'en ai encontré, en effet, encore quelques autres exemples, dont deux ont pu être suivis pendant un certain temps, notamment depuis les débuts, mais sans pouvoir les menerjusqu'à l'éclosion : le premier, arrêté relativement de bonne heure dans son évolution (fig. 220), montra les deux endodermes simplement

juxtaposés chez la gastrula, fusionnés après la constitution du veliger (fig. 221) ; les axes des deux embryons étaient à peu près parallèles et orientés dans le même sens ; l'autre, qui atteint une phase plus avancée (fig. 222 et 223), avait les axes des masses céphalo-pédieuses non parallèles, faisant entre eux un angle d'environ 100 degrés ; il y avait deux muscles columellaires bien distincts et les deux masses hépatiques avaient leurs grandeurs relatives normales, la gauche plus grande que la droite (fig. 223).

Embryons triples. — Dans *Physa fontinalis*, il arrive parfois — comme dans *Nassa reticulata* ci-dessus — que plus de deux œufs se soudent entre eux : trois (fig. 224) ou même quatre et davantage encore ; mais alors, presque toujours, le développement ne se poursuit pas longuement et est même arrêté de très bonne heure.

Sur cinq cas de ce genre que j'ai rencontrés, une seule fois trois œufs soudés ont continué à évoluer un peu, sans dépasser toutefois le stade veliger (fig. 225).

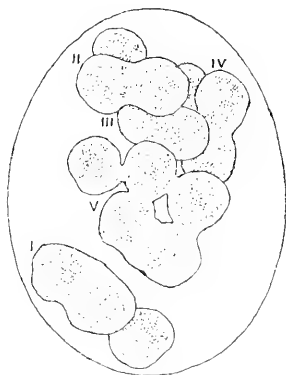


Fig. 225ter. — *Physa fontinalis*, coque de ponte, renfermant quatre embryons doubles et un embryon quintuple. I à IV, embryons doubles ; V, embryon quintuple. — Original.

Embryon quintuple. — Dans une ponte de *Physa fontinalis*, une coque renfermait 17 œufs ; de ceux-ci 4 seulement demeurèrent isolés ; 8 s'unirent deux à deux, formant 4 embryons doubles ; et les 5 derniers se soudèrent dans un même plan, d'abord à trois, puis à quatre, enfin à cinq, un seul n'étant attaché qu'à un autre, les 4 restant étant unis à 3 autres (fig. 225ter) ; mais tous ces embryons multiples s'arrêtèrent dans leur développement peu après le stade de soudure.

De l'étude comparative des ces divers embryons multiples de Gastropodes, plusieurs conclusions générales peuvent être tirées :

I. Quant aux subdivisions où il s'en rencontre : Ils ne sont pas spéciaux à certaines formes particulières, telles que *Philine* (comme on l'a cru jadis), et s'observent également dans les divers groupes, aussi bien chez les Nudibranches et les Pectinibranches qu'ailleurs.

II. Quant à leur mode de formation : La question de leur origine a été controversée, notamment parce que les débuts de leur évolution n'avaient pas toujours été reconnus (l'embryon double de *Limax agrestis* avait été attribué à la *division d'un œuf unique*, sans que cette origine ait été réellement *observée*).

Au surplus, l'opinion générale au sujet des monstres doubles dans le règne animal est qu'ils proviennent de la division d'un germe (¹). Et, en effet, chez les Vertébrés (Poissons, Tortues, Oiseaux, etc.), c'est un cas fréquent que la division d'un œuf unique par séparation précoce de deux parties distinctes, et la chose y a été réalisée expérimentalement dans différents groupes (²).

(¹) Parlant des monstres doubles en bloc, la plupart des travaux généraux ou spéciaux récents leur attribuent comme origine constante, un *œuf unique* : Bateson, *loc. cit*, 1883, p. 35. (« Homologous Twins and « double monsters » which are now shewn almost beyond doubt, to arise from *one ovum* ».) — Duval, *Pathogénie générale de l'embryon. Tératogénie*, in Bouchard, *Traité de Pathologie générale*, t. I, 1895, pp. 226 et 227. — Delage, *L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale*, 1903, p. 191. — Tur, *Sur le développement des polygenèses et la théorie de la concrescence*. (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CXLIII, 1906, p. 701 [« La conception de la soudure — ou concrescence — doit être définitivement rayée des processus tératologiques »].)

(²) Parmi les Poissons, le secouage des œufs chez le Saumon amène avec un vitellus unique, des alevins monstrueux, doubles ou triples (Ryder, *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia*, 1893, p. 75); une séparation partielle après le stade 2, chez *Amphioxus lanceolatus*, donne le même résultat (Wilson, Amphioxus *and the mosaïc theory of development* [Journ. of Morphol., vol. VIII, 1893]). Parmi les Batraciens : Têtards de Grenouille (Schultze, *Die künstliche Erregung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormes Gravitationswirkung* [Arch. Entwicklungsmech., Bd I, 1894]); *Triton* : Herlitzka, *Sullo Sviluppo di embryoni completi da blastomeri isolati di uova di Tritoni* (Arch. Entwicklungsmech., Bd IV, 1897, p. 135).

Mais tous les faits observés jusqu'ici chez les Mollusques montrent que les embryons doubles ou multiples y sont *exclusivement* dus à la soudure de deux ou plusieurs œufs distincts.

On n'a constaté, en effet, dans ce groupe, aucun exemple d'embryon multiple provenant d'un œuf unique. Et si l'on a attribué cette dernière origine à l'embryon double de *Limax*, c'est en se basant entièrement sur la petitesse du spécimen et non sur l'observation réelle. Cela n'est donc pas une preuve suffisante de la formation par division, car dans un cas d'embryon double de *Limnaea stagnalis* que j'ai vu se former par soudure de deux vitellus, cet embryon était aussi très petit (c'est l'un de ceux qui n'ont pas évolué jusqu'au bout).

Au contraire, chaque fois que des embryons doubles ou multiples de Mollusques ont été observés depuis leurs débuts, il a été reconnu, sans aucune exception, qu'ils prenaient naissance par soudure de deux ou plusieurs œufs; la chose a été constatée à plusieurs reprises dans *Philine aperta* (1), *Umbrella mediterranea* (2), *Limnaea stagnalis* (3), *Physa fontinalis* (4); de mon côté, j'ai vu la formation de monstres doubles et triples par soudure, non seulement dans *Nassa reticulata* et *Dendronotus arborescens*, mais surtout chez *Limnaea stagnalis* et *Physa fontinalis*.

De ce qui précède, une conclusion finale ressort donc : c'est que dans la nature organique, des résultats analogues peuvent être atteints par des voies différentes; et si, d'une part, il y a des embryons doubles ou multiples par division (cas ordinaire chez les Vertébrés et chez les Arthropodes, — au moins *Limulus* (5), — d'autre part, le mode inverse se réalise aussi et un embryon peut

---

(1) Observations de LACAZE-DUTHIERS, confirmées depuis par GUIART, 1901, et par TUR, 1910.

(2) Observation de HEYMONS, *loc. cit.*, 1893.

(3) Observation de NOURRY, *loc. cit.*, 1899.

(4) Observation de WIERZEJSKI, 1905.

(5) PATTEN, *Variations in the development of* Limulus polyphemus. (JOURN. OF MORPHOL., vol. XII, 1896, p. 82, pl. X, fig. 102 à 104.)

résulter de la soudure de deux ou plusieurs œufs segmentés : tous les exemples connus de « monstres » multiples de Mollusques [1].

III. Quant à l'époque de leur formation ou soudure : C'est à un moment assez précoce de l'évolution, mais toujours peu après la formation de la gastrula ; chaque fois que j'ai pu assister aux débuts de l'embryon multiple, j'ai constaté que c'était avant le stade veliger, et ce dans les divers genres *Limnaea*, *Physa*, *Dendronotus* et *Nassa* ; d'autre part, je n'y ai jamais vu le phénomène se produire avant la gastrulation, malgré le grand nombre d'œufs à vitellus multiples que j'ai soumis à l'examen. Ceci concorde entièrement d'ailleurs avec ce qui a été observé jadis chez *Philine aperta* [2]. On a vu plus haut, à propos des Pulmonés basommatophores, la cause probable de la soudure après la segmentation ; quant à sa raison avant la phase veliger, on comprendra que les mouvements rapides et énergiques d'embryons de ce stade sont un obstacle à l'accolement définitif de deux individus.

IV. Quant aux points d'union et de soudure : Ceux-ci peuvent être assez variés, ce qui fait que tous les « monstres » doubles ne sont pas du même type. Mais la principale constatation faite à ce sujet est que la soudure s'effectue toujours par deux points homologues, c'est-à-dire conformément à la vieille « loi » empirique de l'attraction du soi pour soi ! Tous les auteurs qui

---

(1) D'autres exemples en sont connus chez divers Invertébrés : notamment dans des Échinodermes, des Méduses, etc. *Sphaerechinus :* MORGAN, *The formation of one embryo from two blastulas*. (ARCH. ENTWICKLUNGSMECH., Bd II, 1895, p. 65.) — *Mitrocoma :* METSCHNIKOW, *Embryologische Studien an Medusen, ein Beitrag zur Genealogie der Primitiven Organe*. Wien, 1886.

(2) LACAZE-DUTHIERS, *Sur les monstres doubles des Mollusques (de la* Bullaea aperta) (COMPTES RENDUS ACAD. SCI. PARIS, t. XLI, 1855, p. 1248) : la soudure ne se fait jamais avant le stade morula, elle a lieu entre ce stade et l'apparition des cils. — D'autre part, on sait que dans les Oursins et Méduses, quand une soudure d'embryons se réalise, c'est aussi après le stade blastula.

ont observé des embryons doubles de Gastropodes sont d'accord sur ce point, quel que soit le type de monstre formé et quel que soit le genre examiné, *Nassa*, *Philine*, *Dendronotus*, *Limax*, *Limnaea* et *Physa* (1). Le succès des tentatives de greffe, transplantation, etc., d'autant plus grand que les sujets d'expérience sont plus pareils et les régions opérées plus identiques, explique que la soudure de deux embryons, qui réussit si rarement, ne puisse guère aboutir que par des points dont la substance est pareillement différenciée.

Mais si l'union des embryons se fait toujours par des points homologues, ceux-ci peuvent être soit symétriques, soit de côtés différents (exception faite pour les points appartenant au plan médian); on l'a vu dans les différents genres. Les exemples observés jusqu'ici, de soudure par points symétriques, montrent que dans ce cas c'est par le côté gauche que les Gastropodes dextres s'unissent (et par le côté droit chez les sénestres : *Physa*); mais peut-être les observations ne sont-elles pas encore assez nombreuses pour généraliser à ce point de vue.

V. Quant à l'orientation relative des embryons soudés et à l'angle que forment leurs axes : Les embryons soudés ensemble peuvent être orientés dans le même sens ou en sens inverse. Ceux qui sont unis par des points symétriques paraissent toujours orientés en sens inverse, tandis qu'il n'y a pas d'exemple d'embryons soudés par leurs côtés différents qui soient ainsi orientés.

Orientés dans le même sens ou en sens inverse, ces embryons ont donc leurs axes presque parallèles, c'est-à-dire ne faisant que des angles très ouverts (voisins de 180 degrés) ou très aigus (voisins de 0 degré) ; c'est seulement dans les embryons orientés dans le même sens (accolés par leurs côtés différents) que l'on rencontre des angles de 100 ou 110 degrés entre les axes des masses céphalo-pédieuses (fig. 190 et 223).

---

(1) Les cas de *Doris* et de *Polycera*, incidemment rapportés par GEGENBAUR, confirment cette constatation faite dans les autres genres. (*Loc. cit.*, p. 394, note 1.)

VI. Quant au degré ou à la profondeur de la soudure : Les « monstres » doubles que forment les embryons soudés de Mollusques ne sont pas engendrés simplement par soudure « superficielle », comme on l'a cru autrefois (1); et leur cas est absolument comparable, à ce point de vue, à celui des embryons multiples de Vertébrés, quant au résultat. On a vu, en effet, que la soudure peut aller jusqu'à l'unité complète d'organisation, à part le pied, la tête et le commencement du tube digestif (fig. 219). La partie commune peut donc être plus ou moins grande ; elle va même jusqu'à ne laisser en propre à chaque individu que la tête; le cas unique d'adulte bicéphale, cité dans le genre *Limnaea*, a sûrement son origine dans un embryon de cette constitution. Les chances de survie sont donc d'autant plus grandes que la soudure est plus complète; c'est aussi ce que montre l'absence d'adulte dont les deux composants seraient presque complets l'un et l'autre; il n'en a jamais été observé (2). Par contre, le stade extrême de monstruosité double à soudure absolument complète n'a non plus jamais été rencontré dans les Mollusques : c'est celui de deux embryons ne formant plus par leur soudure qu'un individu unique très grand, comme il en a été constaté et décrit dans d'autres embranchements.

VII. Quant à la forme la plus fréquente : Bien que les embryons puissent s'unir par des points très divers, les cas connus montrent cependant qu'il est de ces points qui se soudent plus souvent que d'autres; ainsi il n'y a pas d'exemple d'union par le pôle oral, tandis qu'il y en a plusieurs de soudure par le pôle aboral; les soudures qui se réalisent le plus

---

(1) Dareste, *Recherches sur la production artificielle des monstruosités*. Paris, Reinwald, 1891, p. 453, note 2, à propos de la diplogenèse par soudure chez *Bullaea (Philine) aperta* : « La soudure des deux embryons n'était que superficielle et ne produisait, par conséquent, *rien de comparable* à l'organisation des monstres doubles observés chez les Poissons et les Oiseaux. »

(2) Le jeune *Campeloma* « double », signalé par Mac Curdy (p. 106, ci-dessus), à deux têtes, deux pieds et deux coquilles, est mort avant d'atteindre la taille de 1 centimètre.

fréquemment ont lieu par les côtés (latéral, dorsal ou nuchal) de la gastrula ou par sa partie postérieure.

Si l'on fait alors abstraction du point d'union, les cas les plus fréquents de soudure sont les plus profonds ou les plus étendus; et pour ce qui concerne l'orientation, c'est presque toujours avec leurs axes parallèles que les embryons sont réunis (fig. 176 A, 181, 200, 209, 215, 220, 222, 223 et 225bis).

VIII. Quant à l'influence de la soudure sur la torsion et l'enroulement : Bien des fois la tératologie a apporté des éclaircissements dans des problèmes morphologiques.

Certains monstres doubles fournissent ainsi la preuve des relations entre les phénomènes morphologiques de torsion et d'enroulement (ou du rapport du sens de la torsion ou asymétrie avec celui de l'enroulement). L'étude comparative des embryons doubles de *Limnaea* démontre l'interdépendance de la torsion et de l'enroulement spiral, en faisant voir que *si la torsion est empêchée, l'enroulement spiral n'a pas lieu non plus*, tandis qu'autrement, il est de même sens que la torsion. En effet, la soudure peut se faire par deux points symétriques ou par deux points homologues appartenant à deux côtés différents dans les deux individus :

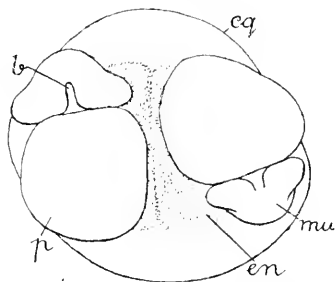


Fig. 226. — *Limnaea stagnalis*, embryon double, quelques jours après la soudure; vu ventralement. Lettres comme dans les figures précédentes. — Original.

1° Dans le premier cas, si les deux masses viscérales sont juxtaposées et les deux coquilles réunies en une (fig. 226), le phénomène de torsion est interdit pour l'un et l'autre des composants; car les côtés semblables en contact sont immobilisés et ne peuvent se déplacer; par exemple, le côté gauche ne peut passer en arrière, puis à droite *du même individu*; la masse viscérale composite reste alors conique et la coquille non

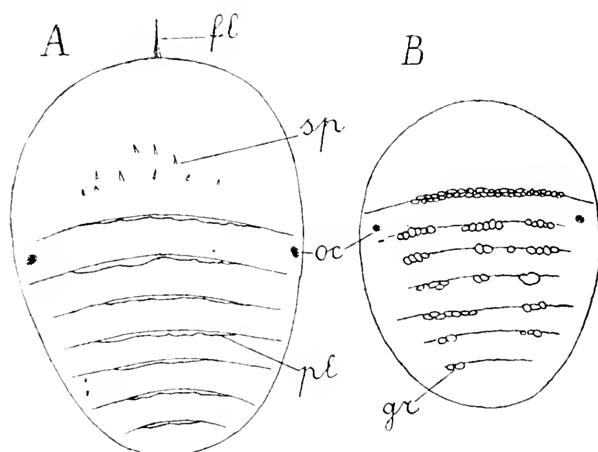


FIG. 227. — A. Larve de *Chiton polii*, après la perte du velum, montrant l'apparition des sept premières valves par le mode usuel. *fl*, flagellum; *oc*, œil; *pl*, plaquettes transversales allongées, origine des valves; *sp*, spicules. — D'après Kowalevsky. — B. Larve de *Chiton polii*, au même stade que la précédente, montrant l'apparition des valves par la coalescence de petites granulations calcaires. *gr*, granulations; *oc*, œil. — D'après Kowalevsky.

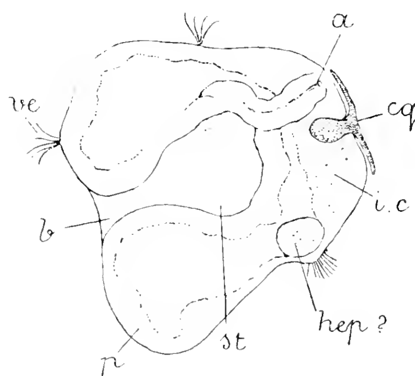


FIG. 228. *Aplysia punctata*, véliger avec l'invagination préconchylienne non dévaginée et sécrétant un bouchon chitineux; vu du côté gauche. *a*, anus; *b*, bouche; *cq*, coquille avec bouchon chitineux; *hep?*, foie?; *i. c*, invagination préconchylienne; *p*, pied; *st*, estomac; *ve*, velum. — D'après Ray Lankester.

enroulée; chaque cœur demeure à droite et chaque anus en arrière (fig. 202 et 203);

2° Quand la soudure a lieu par deux points homologues de côtés opposés et que les deux masses viscérales soient fusionnées et les deux coquilles réunies en une seule, les torsions des deux individus orientés dans le même sens se confondent et s'ajoutent et le phénomène de torsion se poursuit normalement; l'ouverture palléale unique se porte vers le côté droit, le cœur unique vers la gauche et la coquille s'enroule en spirale dextre (fig. 218).

7. — VARIATION DANS L'ORGANOGENÈSE.

Coquille.

A. **Amphineures.** — Chez *Chiton polii*, l'apparition de la huitième plaque de la coquille a lieu à des époques variables suivant les individus, plus vite notamment sur ceux de la région de Sébastopol que sur ceux de Marseille ([1]); en outre, la formation des valves de cette coquille varie d'un exemplaire à l'autre; alors que dans la généralité des cas, chaque valve apparaît sous forme de plaquettes allongées tranversales, sur une larve de *Chiton polii*, leur formation a été observée par la coalescence de granulations calcaires au bord antérieur de chaque segment ([2]) (fig. 227).

B. **Gastropodes.** — *a*) Arrêt de développement. — Dans *Limnaea stagnalis*, on a observé plusieurs individus, irrégulièrement développés, à cavité de l'invagination préconchylienne *non dévaginée* et ne sécrétant qu'un gros bouchon dans son intérieur ([3]); la même chose a été rencontrée dans des embryons d'*Aplysia punctata* (fig. 228), donc aussi bien chez des Opistho-

---

([1]) Kowalevsky, *Embryogénie du* Chiton polii (*Philippi*). (Ann. Musée Marseille, t. I. 1883, p. 36.)

([2]) Kowalevsky, *loc. cit.*, p. 33.

([3]) Ray Lankester, *Observations on the development of the Pond-Snail* (Limnaeus stagnalis). (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XVI, 1876, p. 381, pl. XVII, fig. 11.)

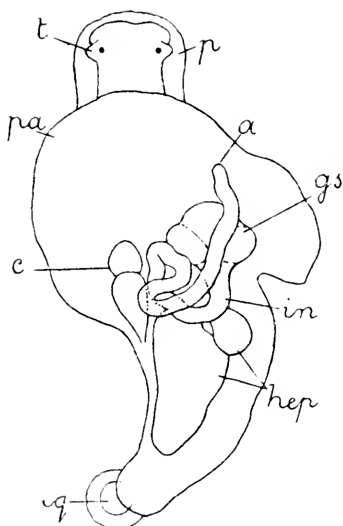


FIG. 229. — *Limnaea stagnalis*, embryon âgé, ayant subi la torsion, mais dont l'invagination préconchylienne a avorté et n'a pas formé de coquille, vu dorsalement. *a*, anus ; *c*, cœur ; *cq*, invagination préconchylienne arrêtée dans son développement ; *gs*, gésier ; *hep*, foie ; *in*, intestin ; *p*, pied ; *pa*, manteau ; *t*, tentacule. — Original.

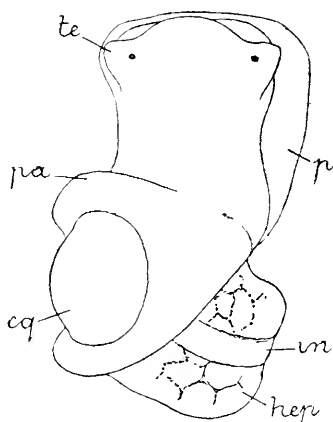


FIG. 231. — *Limnaea stagnalis*, embryon à invagination préconchylienne et coquille peu développées, vu dorsalement. *cq*, coquille ; *hep*, foie ; *in*, intestin ; *p*, pied ; *pa*, manteau ; *te*, tentacule. — Original.

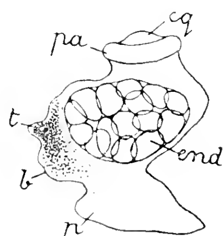


FIG. 230. — *Limnaea stagnalis*, embryon à invagination préconchylienne et coquille rudimentaires, vu du côté gauche. *b*, bouche ; *cq*, coquille ; *end*, endoderme ; *p*, pied ; *pa*, manteau ; *te*, tentacule. — Original.

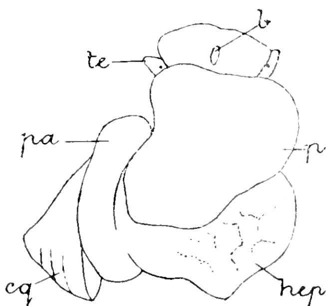


FIG. 232. — *Limnaea stagnalis*, embryon avancé à manteau peu étendu et à coquille patelloïde, vu ventralement. *b*, bouche ; *cq*, coquille ; *hep*, foie ; *p*. pied ; *pa*, manteau ; *te*, tentacule. — Original.

branches que chez des Pulmonés [1]; enfin, il en a été rencontré des cas chez des Streptoneures : *Firoloides desmaresti* avec des larves anormales dont l'invagination préconchylienne ne s'étale pas, se gonfle d'une sécrétion brune et augmente de volume [2], et *Natica sp.*, à développement anormal, avec invagination préconchylienne augmentant de diamètre sans augmentation de son ouverture et ne formant pas de coquille [3].

Chez *Limnaea stagnalis*, j'ai pu observer les stades les plus divers de l'extension de l'invagination préconchylienne et de la coquille; l'état le plus extrême était celui d'un embryon très avancé, dont l'invagination avait avorté et n'avait pas formé de coquille (fig. 229); d'autres montraient l'invagination restée rudimentaire et n'enveloppant pas la masse viscérale (fig. 230 et 231); enfin, plusieurs autres embryons ont encore offert cette invagination plus étendue, formant une coquille restée conique et ne recouvrant qu'une partie du sac viscéral (fig. 232).

Aplysia punctata et *Limnaea stagnalis* offrent donc tous deux des cas où il n'y a pas d'invagination, pas plus que d'extension de l'invagination préconchylienne; et cette particularité y est accompagnée, chez le premier, par l'absence (ou la rudimentation) de la masse hépatique, chez le second, par la saillie extérieure de cette masse hors du sac palléal (fig. 231, *hep*). Il se pourrait donc que la pression de cette masse soit une cause mécanique contribuant à faire dévaginer et s'étendre l'invagination préconchylienne.

---

(1) Ray Lankester, *Contributions to the developmental history of the Mollusca.* (Phil. Trans. R. Soc. London, vol. CLXV, 1876, pl. XXIV, fig. B et C.) — L'auteur désignait cette forme sous le nom de *Pleurobranchidium*, et avait reconnu cette particularité sur des œufs provenant de la surface de section d'un cordon ovigère, et présentant l'atrophie des sacs hépatiques.

(2) Fol, *Études sur le développement des Mollusques. Hétéropodes.* (Arch. Zool. expér., 1re série, t. V, 1876, p. 126.)

(3) Bobretzky, *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden.* (Arch. mikr. Anat., Bd XIII, 1877, p. 147.)

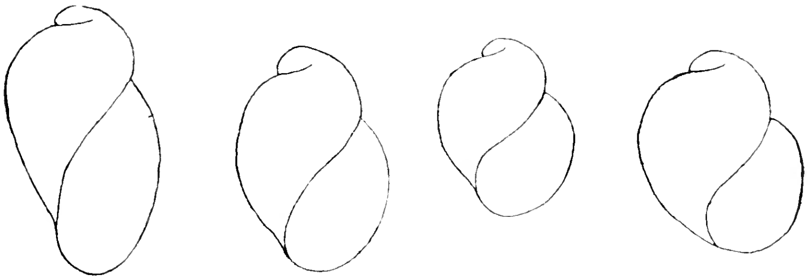


Fig. 233. — *Limnaea stagnalis,* série de coquilles au moment de l'éclosion, vues du côté de l'ouverture (spire en haut). I, forme normale; II, III, IV, formes à indices décroissants (ou à longueur de moins en moins grande). — Original.

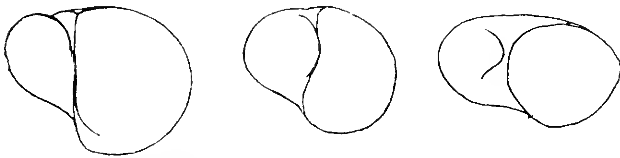


Fig. 234. — *Limnaea stagnalis,* coquilles embryonnaires, avant l'éclosion, vues du côté de l'ouverture (spire en haut). I, II, III, exemplaires à largeur de plus en plus grande. — Original.

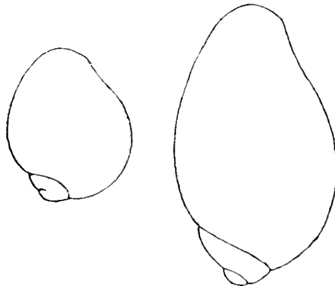


Fig. 235. — *Physa fontinalis,* coquilles à l'éclosion, de deux individus présentant les deux valeurs extrêmes de l'indice. — Original.

b) Variation de l'indice (rapport de la hauteur de la coquille a sa largeur). — Chez *Limnaea stagnalis*, la coquille des embryons prêts à éclore est assez fréquemment plus ou moins globuleuse, ce qui est extrêmement rare chez l'adulte. Le rapport de la longueur à la largeur, un peu avant l'éclosion, est normalement de 1.7/1; mais il descend parfois à 1.4/1, 1.25/1, 1.20/1, 1.10/1, 1.09/1, et même jusqu'en dessous de l'unité, 0.96/1, 0.905/1, 0.89/1 et 0.76/1 (fig. 233 et 234).

La largeur peut donc être beaucoup plus grande proportionnellement dans les embryons et les nouveau-nés que chez l'adulte, où le rapport est normalement 2/1 et jamais en dessous de 1.25/1 (voir IIIe partie, II, 2).

La variabilité plus grande de l'indice, chez les embryons, est probablement générale chez les Gastropodes; dans *Physa fontinalis*, je trouve qu'elle oscille de 1.19/1 à 1.64/1, tandis que chez l'adulte elle varie peu autour de 1.45/1 (fig. 235).

c) Déroulement de la coquille. — Chez *Littorina rudis*, avant l'éclosion, les embryons montrent souvent des coquilles à enroulement irrégulier, ou déroulées, dans des femelles dont l'oviducte est parasité par l'infusoire *Protophrya ovicola* (fig. 270).

C. **Lamellibranches.** — Cas de coquille univalve dans *Anodonta piscinalis*, par exemple : coquille impaire patelloïde [1]; dans la même espèce, coquille manquant parfois de crochets (d'un ou des deux côtés) [2]; parfois aussi, changement de nombre ou de position dans les faisceaux de soies du bord du manteau [3]. Quant au nombre de ces soies par faisceau, il peut varier, chez *Unio*, de 3 à 5 [4].

---

(1) Schierholz, *Ueber die Entwicklung der Unioniden*. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien [Math.-Naturw. Kl.], Bd XLV, 1889, p. 15, pl. I, fig. 16 et 16*b*.)

(2) *Ibid.*, p. 15.

(3) *Ibid.*, p. 17.

(4) Lillie, *The Embryology of the Unionidae*. (Journ. of Morphol., vol. X, 1895, p. 54.)

D. **Céphalopodes.** — Les embryons de *Octopus vulgaris* présentent des variations individuelles dans la forme de l'invagination préconchylienne, certains embryons montrant une invagination beaucoup plus profonde et plus distinctement limitée que d'autres ([1]).

Variations dans le développement du tube digestif.

a) *Nassa reticulata* : un embryon à deux masses vitellines séparées, au lieu d'une masse unique ([2]) (fig. 236).

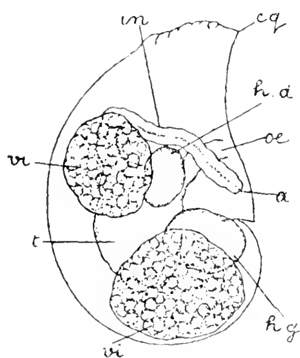


Fig. 236. — *Nassa reticulata*, embryon avec deux masses vitellines distinctes, vu du côté droit. *a*, anus; *cq*, coquille; *hd. hg*, foies droit et gauche; *in*, intestin; *œ*, œsophage; *t*, estomac; *vi*, vitellus. — D'après Pelseneer (1911).

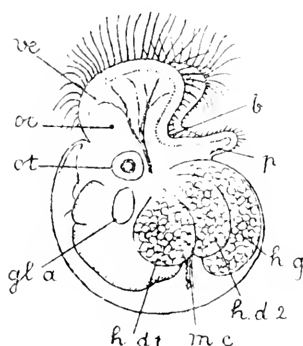


Fig. 237. — *Chromodoris elegans*, jeune embryon, vu du côté droit. *b*, bouche; *gl. a*, glande anale; *h. g*, foie gauche; *h. d1* et *h. d2*, foie droit divisé en deux masses; *m. c*, muscle columellaire; *oc*, œil; *ot*, otocyste; *p*, pied; *ve*, velum. — D'après Rho.

b) *Bythinia tentaculata* : l'embryon y montre *souvent* deux lobes du foie non entièrement séparés, mais reliés et attachés à la paroi du tube digestif, formant un seul sac et s'y ouvrant en un seul point ([3]).

([1]) Appellöf, *Ueber dan Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden*. (Bergens Museums Aarbog, 1898, p. 9.)

([2]) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 44.)

([3]) Sarasin, *Entwicklungsgeschichte der* Bithynia tentaculata. (Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würsburg, Bd VI, 1883, p. 25.)

c) Par contre, dans *Chromodoris elegans*, un embryon a été observé dont l'ébauche du foie droit, au lieu d'être simple, était divisée en deux [1] (fig. 237).

d) Dans les embryons de *Limnaea stagnalis*, on peut constater que la forme du lobe antérieur du foie morphologiquement gauche varie d'un individu à un autre (du même âge) : plus ou moins allongé, anguleux ou arrondi, etc.; c'est une variation fréquente avec tous les intermédiaires (observations personnelles).

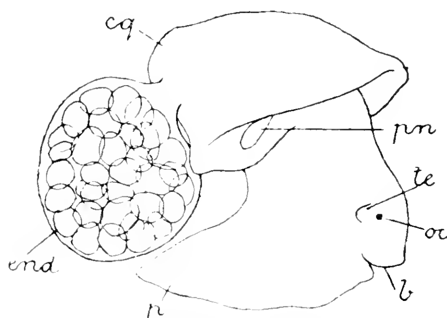


Fig. 238. — *Limnaea stagnalis*, embryon à endoderme faisant saillie herniaire, vu du côté droit. *b*, bouche; *cq*, coquille; *end*, endoderme; *oc*, œil; *p*, pied; *pn*, pneumostome; *te*, tentacule. — Original.

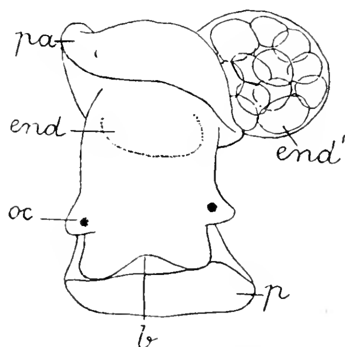


Fig. 239. — *Limnaea stagnalis*, embryon à endoderme faisant partiellement hernie, vu antérieurement. *b*, bouche; *end*, endoderme intérieur; *end'*, endoderme saillant extérieurement; *oc*, œil; *p*, pied; *pa*, manteau. — Original.

e) Chez *Limnaea stagnalis*, j'ai rencontré des embryons à endoderme saillant — partiellement ou totalement — hors de la masse viscérale; dans une ponte d'une trentaine d'œufs, le tiers des embryons était affecté de la même variation ci-après plus ou moins marquée (embryons épars dans la ponte) : au moment où la coquille commençait à couvrir la masse viscérale, une partie de l'endoderme (le foie gauche probablement) avec les téguments correspondants fit progressivement saillie en hernie, au dehors, en arrière et au-dessus du sommet de la spire (fig. 238), ou moins loin en arrière ou vers la gauche (fig. 239), deux fois

(1) Rho, *Studii sullo sviluppo della* Chromodoris elegans. (Atti R. Accad. Sci. Fis. e Mat. Napoli, 2e série, vol. I, appendice, 1884, pl. II, fig. 17.)

même sous le bord du manteau (foie droit?) (et la même chose a été rencontrée dans d'autres pontes, mais alors par cas *isolés*). Il y a là une variation congénitale brusque; celle-ci, quoique plurale (33 °/₀ des exemplaires), est restée non fixable, car les individus éclos n'ont pas survécu, alors que tous les autres jeunes sortis de cette ponte et pris comme témoins ont continué à se développer régulièrement.

f) Dans une autre ponte de *Limnaea stagnalis*, un embryon avait l'endoderme localisé dans la partie antérieure du corps (région nuchale et tête); le sac viscéral était rudimentaire et la coquille arrêtée dans son développement (fig. 230 ci-dessus).

g) Dans les larves de *Pecten tenuicostatus*, il y a presque toujours une ou deux fibres, probablement musculaires, qui unissent la face dorsale de l'estomac à la paroi postérieure du corps [1].

Systèmes circulatoire et respiratoire.

a) Sinus contractiles. — Sur certains embryons de *Limax maximus*, le sinus nuchal est parfois moins développé que dans d'autres; cela tient généralement à ce que ce sinus a eu la paroi crevée et puis cicatrisée [2]; dans *L. agrestis*, le sinus pédieux disparaît lorsque le nuchal persiste encore [3], ou bien les deux disparaissent ensemble [4].

b) Branchie. — Chez des embryons de *Purpura lapillus*, l'accumulation plus ou moins grande de vitellus fait parfois obstacle au creusement de la cavité palléale; la branchie se développe alors

(1) Drew. *The Habits, Anatomy and Embryology of the Giant Scallop* (Pecten tenuicostatus *Mighels*). (Univ. of Maine Stud., nº 6, 1906, p. 57.)
(2) Fol, *Sur le développement des Gastéropodes pulmonés*. (Arch. Zool. expér., 1re série. t. VIII, 1880, p. 182.)
(3) Brock, *Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommatophoren Pulmonaten*. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd XLIV, 1886, p. 342.)
(4) Fol, *loc. cit.*, p. 183.

extérieurement sur les téguments de la cavité repoussés au dehors par ce vitellus surabondant (fig. 240) ; la même chose a été constatée dans des embryons de ***Fasciolaria tulipa*** [1].

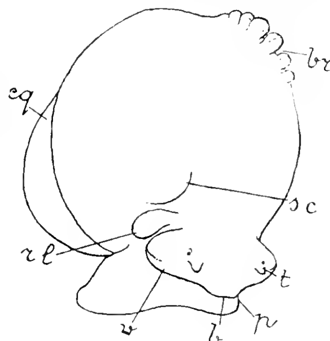


Fig. 240. — *Purpura lapillus*, embryon à branchie développée en dehors de la cavité palléale, vue antérieure. *b*, bouche ; *br*, branchie ; *cq*, coquille ; *p*, pied ; *r. l*, rein larvaire ; *s. c*, sinus contractile ; *t*, tentacule et œil ; *v*, velum. — Original.

Pigment tégumentaire.

Il apparait dans divers cas à des moments variables ; dans le développement de *Cenia cocksi*, il se montre tantôt avant les yeux, tantôt après eux [2].

Velum et région apicale.

a) Les taches pigmentées du bord vélaire peuvent varier assez considérablement en nombre, par exemple chez ***Lamellaria perspicua***, où il en a été observé de 5 à 10 paires [3].

b) Le premier cercle cilié larvaire des Gymnosomes est formé de bouquets de cils dont le nombre varie fréquemment, notamment chez ***Thliptodon gegenbauri***, de 12 à 15 [4].

c) Le nombre de cercles ciliés de la larve de ***Dentalium entale*** est normalement de 3, mais quelquefois de 4 [5].

---

(1) Osborn, *Development of the Gill in* Fasciolaria. (Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ., vol. III. 1886, p. 222, pl. XIII, fig. 1, 3 et 6.)

(2) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., 1911, p. 72.)

(3) *Ibid.*, p. 24.

(4) Gegenbaur, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*. Leipzig, 1855, p. 96.

(5) Kowalevsky, *Étude sur l'embryogénie du Dentale*. (Ann. Musée Marseille, t. I, 1883, p. 15.)

d) De même, le « test » (velum) des Lamellibranches protobranches offre quelquefois une quatrième bande ciliée partiellement présente, notamment dans *Nucula proxima* (¹) ; et ce test, formé normalement de cinq rangées de cellules, n'a quelquefois qu'une cinquième rangée incomplète dorsalement chez *Yoldia limatula*, mais sans que cette disposition se conserve longtemps; et occasionnellement une sixième rangée, plus ou moins complète, y est présente (²).

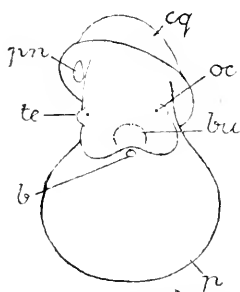


Fig. 241. — *Limnaea stagnalis*, embryon à pied hypertrophié, vue antérieure. *b*, bouche; *bu*, bulbe buccal; *cq*, coquille; *oc*, œil; *p*, pied; *pn*, pneumostome. *te*, tentacule. — Original.

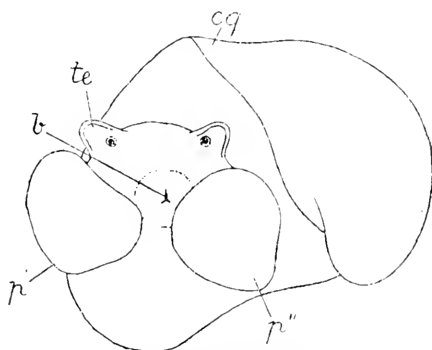


Fig. 242. — *Limnaea stagnalis*, embryon avec deux pieds séparés, vu ventralement. *b*, bouche; *cq*, coquille; *p'*, *p''*, pieds; *te*, tentacule. — Original.

e) Dans *Entoconcha mirabilis*, il y a, entre le velum et le pied, une saillie ciliée qui peut être présente ou absente, plus ou moins grande, etc., suivant les individus (³).

f) Deux plaques apicales ciliées, au lieu d'une seule, chez un *Dentalium entale* (⁴) (fig. 275) ; dans quelques cas, une seconde saillie dans le champ vélaire, chez *Pterotrachaea coronata* (⁵).

(¹) Drew, *The Life-History of* Nucula delphinodonta (*Mighels*). (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XLIV, 1901, pp. 323 et 336.)

(²) Drew, Yoldia limatula. (Mem. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ., vol. IV, 1889, p. 22.)

(³) J. Mueller, *Ueber* Synapta digitata, *etc.*, pl. VIII, *b** ou β.

(⁴) Wilson, *The germ-regions in the egg of* Dentalium. (Journ. of exper. Zool., vol. I, 1904, p. 49, fig. 88.)

(⁵) Gegenbaur, *loc. cit.*, p. 184, note.

Pied.

a) Pigment vert dans le pied de tous les embryons d'*une* ponte de *Elysia viridis* (¹).

b) Mégalopodisme. — Chez *Limnaea stagnalis*, plusieurs embryons ont été rencontrés avec le pied en forme de grosse masse globuleuse plus ou moins allongée (fig. 241), à diamètre transversal supérieur à tout diamètre quelconque dans une autre région du corps.

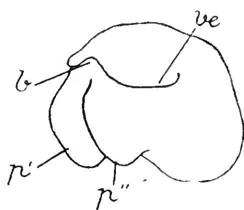


Fig. 243. — *Limnaea stagnalis*, jeune embryon avec pied bifurqué tout du long, vu du côté gauche. *b*, bouche; *p'*, *p''*, les deux moitiés du pied; *ve*, velum. — Original.

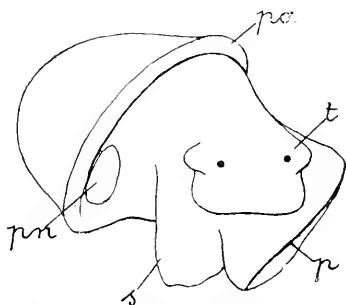


Fig. 244. — *Limnaea stagnalis*, embryon avec pied latéral gauche et saillie distincte à droite, vue antérieure. *p*, pied; *pa*, manteau; *pn*, pneumostome; *s*, saillie; *t*, tentacule. — Original.

c) Dipodisme. — 1. Pied bifide dès sa première ébauche; la bifurcation se conserve sans s'accentuer chez deux embryons de *Limnaea stagnalis* (fig. 242).

2. Un embryon de la même espèce présentait deux rudiments de pied, développés séparément de chaque côté de la ligne médiane (fig. 243).

3. Un autre embryon de *Limnaea stagnalis* avait la surface reptatrice du pied sur le côté gauche de la tête et non au côté ventral (fig. 244).

(¹) Vogt, *Recherches sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 3e série, t. VI, 1846, p. 74.)

d) CONTINUITÉ DES BRAS CHEZ UN CÉPHALOPODE. — Un embryon de *Loligo vulgaris* (élevé dans l'eau de mer concentrée) a montré les ébauches des bras fusionnées en un anneau continu séparant le vitellus du blastoderme (fig. 245); en outre, le vitellus allait distalement en diminuant de diamètre et présentait un étranglement terminal ([1]).

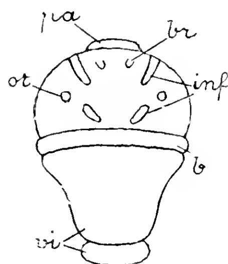


FIG. 245. — *Loligo vulgaris*, embryon développé dans l'eau de mer concentrée, vu ventralement. *b*, bourrelet continu, formé par les ébauches unies des bras; *br*, branchie; *inf*, ébauches de la moitié droite de l'entonnoir; *ot*, otocyste; *pa*, manteau; *vi*, vitellus. — D'après Schimkewitsch.

e) VARIATION DU BYSSUS LARVAIRE. — Dans *Unio margaritifer*, pendant le développement, le filament de byssus qui fait normalement trois tours autour du muscle adducteur, en fait assez souvent davantage et même une fois huit tours ([2]).

« Rein » anal.

a) Chez *Umbrella mediterranea*, où il est formé, dans la plupart des cas, par deux cellules ectodermiques s'enfonçant simultanément, il arrive parfois que la deuxième grande cellule s'enfonce avant l'autre, ou bien encore que les deux cellules s'enfonçant simultanément, elles restent situées très superficiellement ([3]).

b) Chez *Philine aperta*, l'organe a apparu plusieurs fois en deux parties distinctes, unies ultérieurement ([4]).

([1]) SCHIMKEWITSCH, *Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. I. Cephalopoden.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXVII, 1900, pl. XXVIII, fig. 1.)

([2]) SCHIERHOLTZ, *Ueber die Entwicklung der Unioniden.* (DENKSCHR. AKAD. WISS. WIEN [MATH.-NATURW. KL.], Bd XLV, 1889, p. 17, fig. 65.)

([3]) HEYMONS, *Zur Entwicklungsgeschichte von* Umbrella mediterranea. (LOC. CIT., p. 285.)

([4]) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (LOC. CIT., p. 48.)

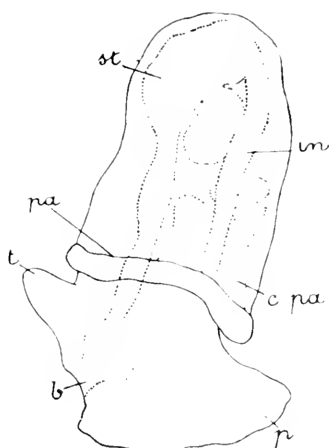


Fig. 246. — *Paludina vivipara*, embryon non tordu, à coquille droite, vu du côté gauche. *b*, bouche; *c pa*, cavité palléale; *in*, intestin; *p*, pied; *st*, estomac; *t*, tentacule. — D'après Drummond.

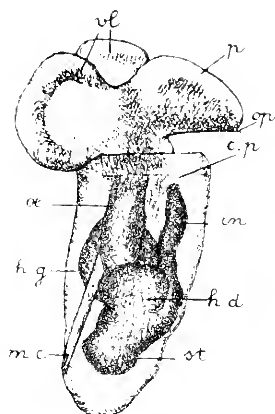


Fig. 248. — *Littorina rudis*, autre embryon non tordu, vu du côté droit. *c. p*, cavité palléale; *m. c*, muscle columellaire; autres lettres, comme dans la figure précédente. — D'après Pelseneer (1911).

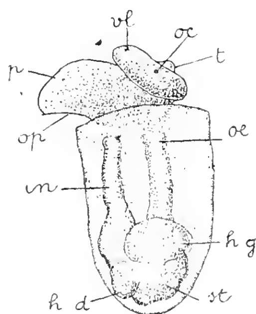


Fig. 247. — *Littorina rudis*, embryon non tordu, à coquille droite, vu du côté gauche. *h. d*, *h. g*, foies droit et gauche; *in*, intestin; *oc*, œil; *œ*, œsophage; *op*, opercule; *p*, pied; *st*, estomac; *t*, tentacule; *vl*, velum. — D'après Pelseneer (1911).

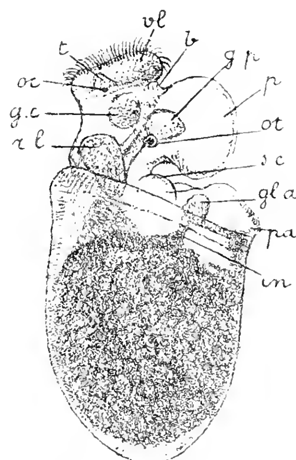


Fig. 249. — *Purpura lapillus*, jeune embryon non tordu et à coquille droite, vu du côté droit. *b*, bouche; *g. c*, ganglion cérébral; *g. p*, glanglion pédieux; *gl. a*, glande anale; *in*, intestin; *oc*, œil; *op*, opercule; *ot*, otocyste; *p*, pied; *pa*, manteau; *r. l*, rein larvaire; *s. c*, sinus contractile; *t*, tentacule; *vl*, velum. — D'après Pelseneer (1911.)

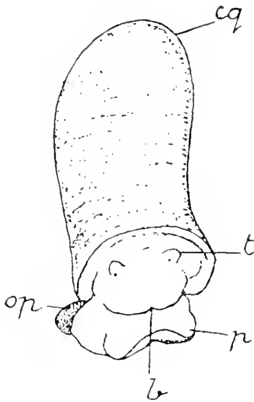


Fig. 250. — *Purpura lapillus*, embryon prêt à éclore, non tordu et à coquille à légère courbure exogastrique, vu antérieurement. *b*, bouche; *cq*, coquille: autres lettres comme dans la figure précédente. - D'après Pelseneer (1911).

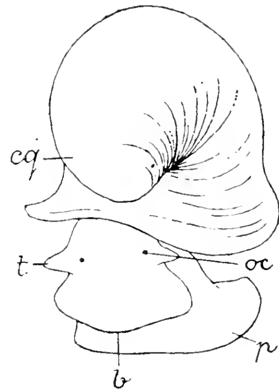


Fig. 252. — *Limnaea stagnalis*, embryon non tordu, vu antérieurement. *b*, bouche; *cq*, coquille; *oc*, œil; *p*, pied; *t*, tentacule. — Original.

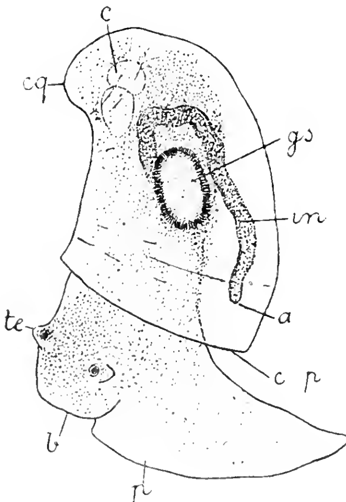


Fig. 251. — *Limnaea stagnalis*, embryon non tordu, à coquille droite, vu du côté gauche. *a*, anus; *b*, bouche; *c*, cœur; *c. p*, cavité palléale; *cq*, coquille; *gs*, gésier; *in*, intestin; *p*, pied; *te*, tentacule. — Original.

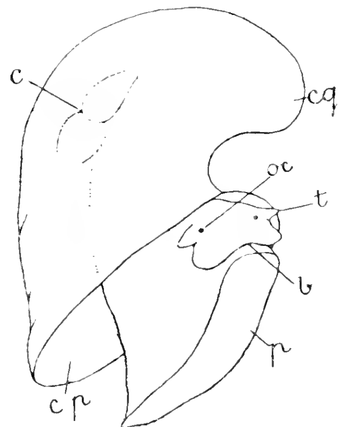


Fig. 253. — *Limnaea stagnalis*, le même embryon non tordu, vu du côté droit. *b*, bouche; *c*, cœur; *cq*, coquille; *c. p*, cavité palléale; *oc*, œil; *p*, pied; *t*, tentacule. — Original.

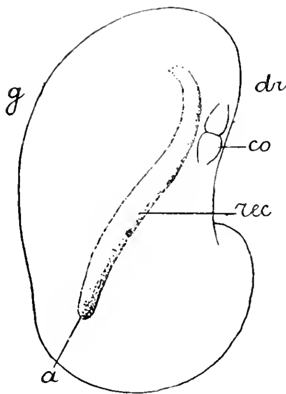


Fig. 254. — *Limnaea stagnalis*, le même embryon non tordu, vue postérieure. *a*, anus; *co*, cœur; *dr*, droite; *g*, gauche; *rec*, rectum. — Original.

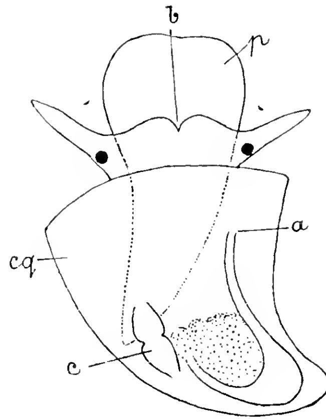


Fig. 255. — *Physa ancilla*, embryon non tordu, vu dorsalement. *a*, anus; *b*, bouche; *c*, cœur; *cq*, coquille; *p*, pied. — D'après Conklin.

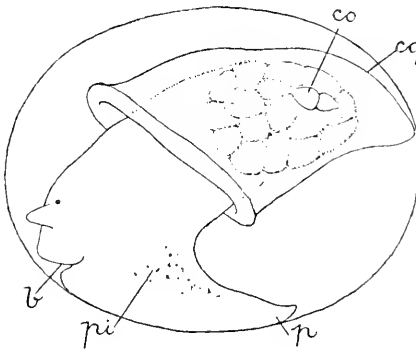


Fig. 256. — *Physa fontinalis*, œuf renfermant un embryon n'ayant pas subi la torsion, vu du côté gauche. *b*. bouche; *co*, cœur; *cq*, coquille; *p*, pied; *pi*, pigment. — Original.

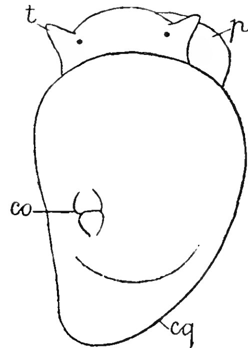


Fig. 257. — *Physa fontinalis*, le même embryon non tordu, vu dorsalement. *co*, cœur; *cq*, coquille; *p*, pied; *t*, tentacule. — Original.

Absence de torsion.

Dans un assez grand nombre de Gastropodes où l'on a examiné suffisamment d'embryons, on en a observé chez lesquels la torsion ne s'est pas produite :

Paludina vivipara à coquille droite et à cavité palléale, rectum, etc., postérieurs (fig. 246) (1); *Littorina rudis,* à coquille droite, etc. (fig. 247 et 248) (2); *Purpura lapillus,* à coquille droite ou à courbure légèrement exogastrique et à cavité palléale postérieure (fig. 249 et 250) (3).

Limnaea stagnalis : plusieurs embryons ont été rencontrés qui avaient une coquille droite et une cavité palléale postérieure (fig. 251); l'un d'eux notamment, avec une coquille à légère courbure exogastrique, montrait le cœur à droite et la cavité palléale et l'intestin, postérieurs, avec le rectum et l'anus à gauche (fig. 252 à 254); *Physa ancilla* : un embryon à coquille droite, supposé « dextre », en réalité non tordu (cœur à gauche) (4); *Physa fontinalis* : j'en ai observé aussi un embryon non tordu, à coquille droite, avec le cœur à gauche (fig. 256 et 257) (toutes ces diverses formes sont sans larve libre!).

Ouverture extérieure du « tube » cérébral (invagination formant le lobe cérébral postérieur).

Chez *Limax maximus,* ce tube persista, au moins dans un cas, plusieurs jours après l'éclosion; il est fermé sinon (5).

---

(1) Drummond, *Notes on the Development of* Paludina vivipara. (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XLVI, 1902, p. 122, fig. M et M'''.)

(2) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 14.

(3) *Ibid.*, p. 40.

(4) Conklin, *The effects of centrifugal force upon the organization and development of the eggs of fresh water Pulmonates.* (Journ. exper. Zool., vol. IX, 1910, p. 455, fig. 46.)

(5) Henchman, *The origin and development of the central nervous system in* Limax maximus. (Bull. Mus. Compar. Zool., vol. XX, 1890, pp. 195 et 200.)

Dans *L. agrestis,* il a été trouvé deux fois sur une centaine d'embryons, que l'ouverture du tube cérébral était en forme de fer à cheval, au lieu d'être circulaire (1).

Yeux.

a) Œil supplémentaire. — 1. *Buccinum undatum*, un embryon avec deux yeux au côté droit (2) (fig. 258).

2. *Purpura lapillus*, embryon avec « deux lentilles et deux taches pigmentaires d'un côté » (3) ; embryons avec deux ou trois yeux d'un côté et même un avec deux yeux de chaque côté (multiplicité des yeux beaucoup plus fréquente que leur réduction en nombre) (4).

3. *Littorina rudis,* un embryon avec trois yeux à gauche (5).

4. *Limnaea auricularia,* embryon avec deux yeux à gauche depuis avant l'éclosion (fig. 159, p. 278).

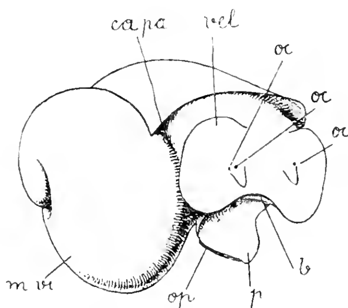


Fig. 258. — *Buccinum undatum,* embryon avec trois yeux ; vue antérieure. *b*, bouche ; *ca*, cavité palléale ; *m. vi*, masse viscérale ; *oc*, *oc'*, *oc''*, les trois yeux ; *op*, opercule ; *p*, pied ; *vel*, velum. — D'après Pelseneer.

5. *L. palustris,* embryon sur lequel j'ai vu un œil se diviser progressivement en deux organes séparés (fig. 269, plus loin).

(1) Schmidt, *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwicklung des Nervensystems.* Dorpat, 1891, p. 25.

(2) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches).* (Résult. Voy. Belgica, 1903, p. 39.)

(3) Koren et Danielssen, *Bidrag til Pectinibranchiernes Udviklingshistorie.* Bergen, 1851, p. 30.

(4) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (Loc. cit., p. 38.)

(5) *Ibid.,* p. 14.

6. *Physa fontinalis*, embryon avec 3 tentacules et 4 yeux (fig. 259).

7. *Hermaea bifida*, embryon à l'éclosion, avec un œil supplémentaire d'un côté [1].

b) Deux yeux vers la ligne médiane. — *Purpura lapillus* : un embryon présentait cette particularité [2] ; deux embryons de

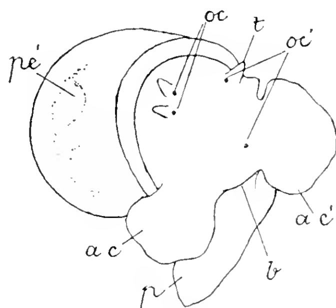


Fig. 259. — *Physa fontinalis*, embryon avec trois tentacules et quatre yeux ; vue antérieure et un peu ventrale. *a. c* et *a. c'*, appendices céphaliques latéraux ; *b*, bouche ; *oc*, *oc'*, yeux ; *p*, pied ; *pé*, péricarde ; *t*, tentacule gauche. — Original.

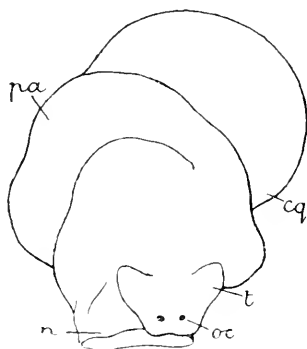


Fig. 259bis. — *Limnaea palustris*, embryon avec deux yeux très rapprochés de la ligne médiane et dont la région céphalique possède une conformation analogue à celle de certains Bulléens ; vue antérieure. *cq*, coquille ; *oc*, œil ; *p*, pied ; *pa*, manteau ; *t*, tentacule. — Original.

Limnaea palustris ont été rencontrés avec les deux yeux très rapprochés l'un de l'autre et les tentacules reportés en arrière, de façon à donner à la tête l'apparence d'un Bulléen (observations personnelles) (fig. 259bis).

---

(1) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 38.
(2) *Ibid.*, p. 38.

c) Absence d'un des deux yeux. — 1. Constatée sur un des deux composants d'un embryon double de *Physa fontinalis* (fig. 193).

2. Vraisemblablement congénitale aussi dans le *Limnaea auricularia* bicéphale de Moquin-Tandon (ci-dessus, p. 106).

Otolithes.

Chez *Nassa reticulata*, il a été observé sur un embryon plusieurs centaines d'otoconies, au lieu d'un seul otolithe ([1]). Dans *Hermaea bifida*, plusieurs embryons présentaient deux

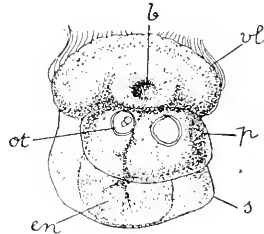


Fig. 260. — *Elysia viridis*, embryon avec deux otolithes à droite, vu ventralement. *b*, bouche; *en*, endoderme; *ot*, otocyste droit avec deux otolithes; *p*, pied; *s*, sommet de la spire de la coquille; *vl*, velum. — D'après Pelseneer.

otolithes au lieu d'un ([2]). Il a été vu des embryons de *Elysia viridis* avec deux ou trois otolithes ([3]) (fig. 260). Des anomalies dans la formation des otolithes ont encore été constatées chez des embryons de *Paludina vivipara* ([4]).

Muscle columellaire.

Un embryon de *Tergipes despectus* montrait un muscle columellaire envoyant un mince filet à l'estomac ([5]).

([1]) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 43.
([2]) *Ibid.*, p. 68.
([3]) *Ibid.*, p. 70.
([4]) Schmidt, *Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken.* (Jen. Zeitschr., Bd XLVIII, 1912, p. 528.)
([5]) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 64.

Asymétrie d'appareils normalement symétriques dans l'embryon et chez l'adulte.

On pourrait ranger ici l'existence de trois yeux dans divers Gastropodes ou l'absence d'un des deux yeux chez d'autres (voir ci-dessus, p. 274); mais il est bien d'autres cas qui ont été signalés :

A. **Gastropodes.** — Asymétrie occasionnelle des reins larvaires nuchaux ou postvélaires, extérieurs, par exemple dans *Fasciolaria tulipa*, où ils ne sont pas toujours d'égale grandeur ([1]), et dans *Purpura lapillus*, où ils sont plus ou moins symétriques, le gauche étant habituellement le plus long ([2]).

Un embryon de *Planorbis corneus* avait le côté gauche de la tête peu développé : tentacule réduit, œil non constitué, etc.; cet embryon ayant éclos et ayant été conservé en vie, a reconquis sa symétrie en développant davantage son tentacule gauche et en se contituant un œil de ce côté, égal à l'autre (fig. 261).

Chez les embryons de *Elysia viridis*, l'asymétrie des otocystes est fréquente, le gauche apparaissant alors le premier ou étant le plus gros ([3]).

B. **Céphalopodes.** — Un embryon de *Loligo vulgaris*, développé sous l'inflence du chlorate potassique, présentait l'asymétrie des bras, de l'entonnoir et des organes sensoriels. Il n'avait formé qu'un œil (gauche), qu'un otocyste (gauche), tous les bras gauches et les deux ébauches normales gauches de l'entonnoir; à droite, au contraire, il n'a paru que les deux

---

([1]) Glaser, *Ueber Kannibalismus bei* Fasciolaria tulipa (*var.* distans) *und deren larvale Excretionsorgane.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXXX, 1904, p. 120, pl. VIII, fig. 25.)

([2]) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (Loc. cit., p. 34.)

([3]) *Ibid.*, p. 70.

bras les plus ventraux, mais ni œil ni otocyste, et seulement l'ébauche dorsale de l'entonnoir [1] (fig. 262).

Cet embryon asymétrique de *Loligo* n'a pu être suivi dans son développement ultérieur; de sorte qu'il n'a pas été possible de voir si une régulation de la symétrie se serait produite chez lui, dans la suite, comme dans le *Planorbis* ci-dessus. Il n'est

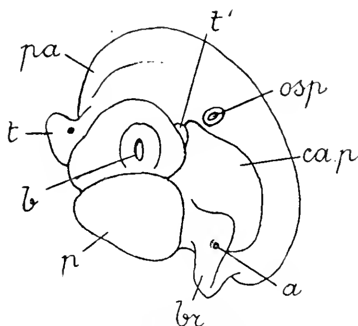


Fig. 261. — *Planorbis corneus,* embryon à tentacule et partie correspondante de la tête, encore peu développée et sans œil, à gauche, vue antérieure. *a*, anus; *b*, bouche; *br*, branchie palléale; *ca. p*, cavité palléale; *osp*, osphradium; *p*, pied; *pa*, manteau; *t*, tentacule droit; *t'*, tentacule gauche, sans œil. — Original.

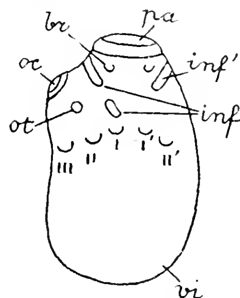


Fig. 262. — *Loligo vulgaris*, embryon asymétrique, vu ventralement. *br*, branchie; *inf*, ébauches gauches de l'entonnoir; *inf'*, ébauche dorsale droite de l'entonnoir; *oc*, œil; *ot*, otocyste; *pa*, manteau; *vi*, vitellus; I, II, III, trois bras ventraux gauches; I', II', les deux seuls bras du côté droit. — D'après Schimkewitsch.

nullement prouvé que cette asymétrie est due au chlorate, puisque tous les autres embryons développés dans cette même condition étaient autrement modifiés (surtout dans leur structure histologique).

Variation de la durée du développement.

Suivant la saison et la température, suivant la région (variation du nombre d'œufs, etc.), suivant la lumière, le volume d'eau, etc. (voir IVe partie, II, 2, 3, 8, etc.).

---

(1) Schimkewitsch, *Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. I. Cephalopoden.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXVII, 1900, p. 505, pl. XXVIII, fig. 13.)

III. — Résumé.

I. — La plupart des Mollusques n'ont été étudiés que sur un petit nombre d'exemplaires, et le plus souvent, au point de vue conchyliologique seulement. Et dans beaucoup d'entre eux, des variations n'ont été observées que par hasard, au cours d'investigations morphologiques exécutées sur quelques individus.

Malgré cela, il a été démontré, à l'aide de multiples exemples, que des variations se rencontrent :

1° Dans de *très nombreuses espèces,* appartenant à tous les groupes ;

2° Dans *tous les organes,* chez les divers groupes, même dans les appareils qui passent pour présenter une fixité remarquable, comme par exemple : les pièces radulaires des Gastropodes, les dents de la charnière des Lamellibranches, etc. ;

3° A *tous les âges,* dans le développement, à l'éclosion, chez l'adulte.

II. — Il est donc tout à fait vraisemblable que, si de toutes les espèces, une grande quantité de spécimens pouvaient être examinés, on y retrouverait des exemples de presque toutes les variations déjà connues ailleurs.

DEUXIÈME PARTIE

Subdivision des variations.

On vient de voir que, dans les divers Mollusques, les caractères tirés de tous les appareils ou systèmes d'organes, sont sujets à varier.

Mais si la variabilité est un phénomène d'une remarquable généralité, l'expérience montre aussi qu'elle n'est pas un phénomène d'une constante régularité : car une variation peut être plus ou moins marquée, par exemple dans son intensité ou dans sa fréquence; elle peut encore n'être pas égale dans tous les organes ou dans tous les individus, etc. C'est-à-dire que, d'une part, toutes les variations ne sont pas équivalentes ni strictement comparables entre elles à tous les points de vue. Et, d'autre part, tous les caractères ne sont pas également variables, non plus que tous les individus d'une même espèce, ni toutes les espèces d'un même groupement.

De sorte qu'il y a lieu d'examiner :

1° La répartition des variations d'un même caractère, suivant les différents points de vue; et ensuite (IIIe partie) :

2° La variabilité relative des organes, des individus et des espèces.

I. — Classement des variations.

Pendant longtemps, tout ce qui s'écartait des formes normales était considéré à peu près comme de même valeur, ou confondu sous des noms généraux, tels que variétés ou anomalies.

Ce n'est que petit à petit, et à une époque relativement récente, que l'on est arrivé à distinguer — entre individus d'une même espèce, de la même génération ou de générations successives — diverses « sortes » de variations.

Dans cette multitude de cas de variations, outre leur division méthodique élémentaire d'après les organes, ou d'après les groupes zoologiques, on peut naturellement imaginer bien d'autres modes de classement; et dans l'hypothèse de différences de nature apparentes ou réelles, entre elles, on peut, en se plaçant à divers points de vue, les distinguer :

1° D'après leur amplitude ou leur intensité, en variations fortes, brusques ou amples, d'une part, et en faibles ou lentes, d'autre part;

2° D'après leur fréquence, en fréquentes, ou « générales », ou « plurales » (portant sur une majorité d'individus) et en isolées, rares ou « singulières »;

3° D'après leur orientation, en variations de direction définie ou « orthogénétiques », et en variations de sens indéterminé;

4° D'après l'époque de leur apparition, en variations existant au moment de la naissance ou congénitales, et variations apparaissant après la naissance ou « acquises »; poussant les choses plus loin, à cet égard, on a même divisé les variations en : *a*) gonagéniques, apparaissant dans les cellules génitales; *b*) gamogéniques, datant de la maturation ou de la fécondation; *c*) embryogéniques, apparaissant pendant les premiers temps de la segmentation; *d*) somatogéniques, après la formation des cellules génitales (¹);

5° D'après leurs causes, en variations de causes extrinsèques et variations de cause intrinsèque ou variations « spontanées »;

6° D'après leur hérédité, en héréditaires en non héréditaires.

Il n'y a pas lieu d'engager ici une discussion de principe sur les classements les meilleurs et les plus logiques; mais on doit faire remarquer cependant que ceux-ci, alors même que parfaits en théorie, peuvent être inutilisables dans la pratique, pour un très grand nombre de cas; et l'on sera obligé, conséquemment,

---

(¹) Osborn, *The hereditary mechanism*. (Amer. Natur., vol. XXIX, 1895, pp. 418 à 439.)

de choisir de préférence les modes de subdivision *applicables à la généralité des espèces.*

C'est ainsi que, malgré l'intérêt et la valeur théorique des classements au point de vue : 1° de l'hérédité ; 2° des causes, et 3° de l'époque d'apparition, on sera amené à négliger ces subdivisions, au bénéfice principalement du classement d'après l'intensité, et du classement d'après la fréquence ou même d'après l'orientation. En effet :

1° Le classement au point de vue de l'hérédité ne peut s'utiliser que pour les espèces sur lesquelles l'élevage expérimental est possible, donc seulement sur un petit nombre de formes élevées dans les laboratoires (espèces « pour physiologistes »), à l'exclusion de la majorité des formes « sauvages » en général : exotiques, abyssales, pélagiques, etc., ainsi que des fossiles, pour les variations desquelles ce mode de classement est absolument inapplicable ;

2° Au point de vue des causes : pour une multitude de variations ces causes demeurent encore inconnues, ou bien imparfaitement connues ;

3° Au point de vue de l'époque d'apparition, le terme congénital, s'il est d'un usage commode, n'est nullement, à l'égard de la morphologie, d'une constante équivalence. Car d'une espèce à l'autre, un même appareil et sa variation peuvent apparaître avant ou après la naissance (voir VI[e] partie : Unité des variations, III, quant à l'époque d'apparition).

En outre, dans une même espèce, tout ce qu'on appelle congénital, peut appartenir à des âges très différents, plus ou moins précoces, de l'évolution embryonnaire : à l'œuf avant sa segmentation ; à l'œuf après sa segmentation, à l'embryon dans ses toutes premières phases ou à des stades ultérieurs ([1]) ; et c'est

---

([1]) Et dans ceux-ci, les mêmes organes n'apparaissent pas à des moments correspondants ni dans le même ordre, chez les diverses espèces. Ainsi, le pied et les otocystes se montrent beaucoup plus tôt dans les Gastropodes (*Crepidula*, etc.) que dans les Lamellibranches (*Teredo, Nucula, Dreissensia*) ; on pourrait multiplier les exemples.

même pour cela qu'il a été proposé une classification théorique plus détaillée, indiquée plus haut.

L'imprécision des termes congénital et non-congénital résulte encore de ce fait que la naissance n'a pas lieu à une phase correspondante, identique dans toutes les espèces ; et qu'un même âge, avec ses caractères et ses variations, pourra être antérieur à la naissance dans une espèce, et postérieur à celle-ci dans une autre, parfois voisine. Ce qu'on a voulu désigner en fait, par le mot congénital, sans songer à ces difficultés, c'est bien plutôt le caractère « prédéterminé » dans l'œuf, soit avant la fécondation, soit au moment de la fécondation, ce qui est impossible à constater avec nos connaissances et nos moyens d'investigation actuels.

Au surplus, il faudrait, pour s'assurer si une variation constatée dans un adulte appartient à l'une ou à l'autre subdivision, pouvoir observer l'individu *pendant toute sa vie*, au moins depuis la naissance ; sinon on ne peut décider si la variation est réellement congénitale. Or il est bien rare qu'un organisme sur lequel une variation est reconnue, ait pu être examiné aussi au moment de son éclosion ; puis il est toute une série de formes pour lesquelles, malgré la meilleure volonté du monde, il sera presque toujours impossible d'y arriver : ce sont les mêmes innombrables cas où la classification basée sur l'hérédité est aussi inutilisable, et pour les mêmes motifs (espèces sauvages, exotiques, abyssales, fossiles, etc.).

Mais s'il est déjà difficile de distinguer pratiquement entre variation congénitale et variation non congénitale, à plus forte raison sera-t-il impossible de determiner sur les diverses espèces, si une variation rencontrée occasionnellement chez un adulte, est d'ordre gonagénique, gamogénique, embryogénique ou somatogénique.

Par conséquent, le mode de classification d'après l'époque d'apparition n'est pas non plus susceptible d'application générale ; et à plus forte raison, les noms gonagénique, gamogé-

nique, embryogénique, somatogénique, sont-ils actuellement négligeables dans la pratique courante, où ils n'apporteraient qu'une fausse précision.

Ce qui doit guider dans le choix d'une subdivision des variations, ce n'est pas seulement la valeur logique ou théorique de son fondement, mais encore sa *valeur pratique actuelle ou immédiate* en tant que mode de classement réellement utilisable d'une façon très générale.

Or, on vient de voir que, parmi tant de modes de classification suggérés, il en est beaucoup qui ne sont pas susceptibles d'une application générale immédiate, c'est-à-dire qui ne sont pas pratiquement utilisables.

Par contre, toutes les fois que la variation peut être constatée, c'est-à-dire chaque fois que l'on peut examiner un grand nombre d'individus, on peut en même temps reconnaître si la variation est :

1° Continue ou d'apparence discontinue;

2° Fréquente ou isolée;

3° Orientée ou non.

De sorte que si l'on subdivise les variations d'après leur intensité, d'après leur fréquence et d'après leur orientation, on fait usage d'un critérium commode, applicable à tous les organismes possibles (même fossiles), dès que l'on dispose d'un nombre suffisant d'objets : seule condition nécessaire pour constater l'existence d'une variation, et condition suffisante pour reconnaître à la fois son intensité, sa fréquence et son orientation éventuelle.

Ce sont donc ces trois modes de classification qu'il convient surtout de retenir, — au moins provisoirement, — et ce sont eux que nous allons examiner tour à tour.

Mais on sera cependant amené à reconnaître que pour chacun de ces points de vue, il est impossible de dire exactement où finit une espèce de variation et où commence l'autre, en d'autres termes où en est la limite séparatrice; et que même aucun de

ces classements n'exclut l'existence d'intermédiaires entre les deux subdivisions qu'il établit; c'est ce qui nous conduira à examiner l'unité des variations (voir ci-après, VIe partie).

I. — Les variations au point de vue de l'intensité.

Les variations des caractères peuvent être classées d'après leur manière de varier. Or, parmi ces façons de les classer à ce point de vue, il en est une qui s'impose immédiatement, avant toute autre, et qui y reconnaît deux manières opposées :

1° Celle où le caractère offre une variabilité discontinue, c'est-à-dire un brusque écart par rapport à la conformation normale de l'espèce ;

2° Celle où la variation se manifeste par rapport à la normale (le plus souvent de part et d'autre de celle-ci) avec une amplitude progressivement croissante.

Dans ce second cas, parmi le grand nombre d'individus d'un même endroit, — et grâce à l'examen de ce grand nombre, — les écarts observés constituent une série continue dont les termes passent de l'un à l'autre : il y a transition par intermédiaires entre la forme normale et les variations qui s'y rapportent.

Dans le premier cas, au contraire, malgré la quantité d'individus examinés, il n'y a pas d'intermédiaires menant à la variation observée.

Depuis 1901, on a d'une façon assez malheureuse, appliqué aux variations d'apparence brusque ou discontinue, le nom de « mutation »; or celui-ci avait auparavant, en biologie, une signification différente et jusqu'à un certain point opposée, consacrée d'ailleurs par un long usage (depuis 1869) et par l'autorité de Congrès scientifiques internationaux (1) : celle de modification successive *graduelle* dans le temps, par opposition à

---

(1) *Congrès international de Géologie.* Bologne, 1881, p. 268.

modification contemporaine dans l'espace. Pour éviter toute confusion, nous n'userons que de ces termes très significatifs : variations d'apparence discontinue ou brusque et variations continues.

Parmi les variations énumérées dans la première partie, un très grand nombre se présentent donc avec des formes multiples, de part et d'autre de la normale, reliées à celle-ci par des intermédiaires; d'autres, au contraire, ne montrent pas de ces intermédiaires et se manifestent sous une forme nettement déterminée.

Si alors on cherche à comparer ces dernières à des variations plus ou moins correspondantes (affectant le même organe) du premier groupe, on obtiendra un tableau du genre de celui-ci :

Variations discontinues :	**Variations continues :**
Absence, fusion des perforations de la coquille de *Haliotis*, ou duplication de la rangée de ces perforations;	Variation du nombre des perforations de la coquille de *Haliotis;*
Coquille cératoïde ou planorboïde de Gastropode;	Variation de l' « indice » de la coquille d'un Gastropode;
Rang supplémentaire d'épines sur la coquille (*Murex, etc.*);	Variation de la grandeur des épines (*Io*);
Sixième bande sur la coquille de *Helix nemoralis* ou *hortensis;*	Soudure de deux ou de plusieurs bandes ou effacement d'une ou de plusieurs bandes;
Diminution du nombre des valves dans les Chitonidae;	Variation du nombre des entailles latérales de ces valves;
Asymétrie de la coquille de Lamellibranches équivalves (*Cardium edule, Mactra stultorum, etc.*);	Variation de l'indice de la coquille d'un Lamellibranche;
Une seule dent au lieu de trois à chaque valve : *Venus macrodon;*	Variation du nombre des dents cardinales dans les Protobranches (*Mytilus edulis, etc.*);
Échancrure du bord de la coquille d'un Lamellibranche;	Nombre des côtes rayonnantes de la coquille (*Cardium, Pecten, etc.*);
Duplication du bord de la coquille (*Mytilus edulis, etc.*);	Bifurcation de côtes rayonnantes (*Pecten*);
Suppression, soudure ou furcation des digitations palléales de *Physa fontinalis;*	Variation du nombre de ces digitations;

Variations discontinues :	**Variations continues :**
Papille dorsale bifurquée dans *Eolis;*	Variation du nombre, de la taille et de la couleur de ces papilles;
Albinisme;	Nuance noire plus ou moins étendue (*Littorina obtusata, Physa fontinalis*);
Bifurcation d'un siphon de Lamellibranche (*Thracia, Lutraria*);	Variation du nombre des papilles siphonales;
Dicéphalie;	Variation du nombre des papilles buccales (*Dentalium*);
Multiplication — ou absence — de tentacules céphaliques de Gastropode;	Variation du nombre des feuillets rhinophoriques (Opisthobranches);
Absence ou multiplicité (*Buccinum, Nassa*), ou paucispiralité (*Trochus*) de l'opercule;	Variation du nombre des dents operculaires ou de l'indice operculaire (*Nassa reticulata*);
Furcation des bras chez les Céphalopodes octopodes;	Variation du nombre des ventouses sur un bras (Céphalopode);
Variation du nombre des tentacules épipodiaux (*Trochus*);	Variation de la longueur, grosseur ou striation de ces tentacules;
Soudure de deux dents radulaires sur toute la longueur de la radule (*Helix*);	Variation du nombre des denticules sur une dent radulaire (dent médiane de *Nassa reticulata*);
Rectum ouvert en avant des ganglions viscéraux (*Anodonta*);	Variation du nombre et de la forme des anses intestinales (*Chiton, Opisthoteuthis*);
Duplication du ventricule du cœur (*Teredo*);	Variation du nombre des orifices de la veine cave (*Nautilus pompilius*);
Furcation de la branchie (*Chiton, Pleurobranchus, Goniodoris, etc.*);	Variation du nombre des feuillets branchiaux (*Pleurobranchus, Nucula, etc.*);
Pénis supplémentaire;	Variation du nombre des appendices péniaux de *Littorinida gaudichaudi* et de *Cymbulia peroni;*
Bilobation du ganglion abdominal (*Patella*), du ganglion stomacal (*Sepia officinalis*);	Variation du nombre des commissures des cordons pédieux (*Chiton*, Rhipidoglosses);
Œil céphalique supplémentaire (Gastropode);	Variation du nombre des yeux palléaux (*Pecten*);
Otolithe supplémentaire (*Phascolicama, Hermaea, etc.*).	Variation du nombre des otoconies (Pulmonés).

2. — Les variations au point de vue de la fréquence.

Une variation déterminée peut n'affecter qu'un ou quelques individus seulement, sur une grande quantité de ces derniers soumis à l'examen : la variation est alors isolée, rare ou singulière. Une autre peut en affecter beaucoup (à un degré plus ou moins marqué dans la courbe de variation) : c'est alors une variation fréquente, générale, ou plurale.

Une question se pose aussitôt : à savoir s'il y a une relation quelconque entre l'amplitude des variations et leur fréquence.

Par définition déjà, les variations continues, qui se présentent avec beaucoup d'individus constituant des séries d'intermédiaires nombreux, doivent être des variations fréquentes ou plurales, tandis que les variations discontinues, dépourvues de ces nombreux intermédiaires, ne le seront pas. L'expérience montre qu'en fait, ces dernières sont isolées le plus souvent.

Pour donner une démonstration simultanée de la fréquence des variations continues et de la rareté des variations d'apparence discontinue, on peut prendre le premier exemple du tableau ci-dessus, c'est-à-dire comparer entre elles quelques-unes des variations qu'offrent les coquilles des *Haliotis*. On sait que celles-ci présentent une série de perforations dont les plus anciennes sont fermées, tandis que les plus récentes (les plus éloignées du sommet de la spire) restent ouvertes; mais le nombre, la disposition, etc., de ces orifices sont très variables, dans chaque espèce; et les variations ainsi constituées sont continues ou discontinues.

Variation continue.

Le nombre des perforations ouvertes varie constamment; sur 97 individus de taille « vendable » de *H. tuberculata*, ce nombre oscillait entre 4 et 8, autour d'une moyenne de 6 (p. 50); et il en est de même chez les autres espèces, puisque dans *H. californica*, l'oscillation, chez les jeunes, était de 5 à 9 (p. 50);

Variations discontinues.

A. Absence complète d'orifices. — *Deux fois* seulement chez *H. albicans;* chez *H. tuberculata*, vue par trois auteurs différents, chaque fois sur *un seul* spécimen; chez *H. cracherodi, une fois;* chez *H. californica, une fois* (p. 50);

B. Fusion des perforations (en une fissure continue). — Chez deux espèces différentes, *un individu* chaque fois (p. 50);

C. Duplication de la rangée de perforation. — *Une seule fois* dans *H. gigantea* (p. 50).

Pour ce cas spécial des *Haliotis*, une variation continue se présente très fréquemment; tandis qu'une variation d'apparence discontinue n'est observée que sur un seul exemplaire ou sur un très petit nombre d'individus.

Pour toute autre forme il en est d'ailleurs de même; et cette constatation a déjà été faite plusieurs fois, par exemple au sujet de divers Gastropodes :

a) A propos des *Tanalia*, un des premiers, parmi les conchyliologistes, à accepter la doctrine évolutionniste, rapporta à une seule espèce (*T. aculeata*) les 24 types décrits comme spécifiques, et déclara que : « Forms with average characters are the most numerous; those with extreme modifications of characters, such as greatly extruded spire, spiny ornaments, or of extreme small or large dimensions, being comparatively rare [1] »;

b) A propos des pulmonés terrestres français, qu'il a étudiés d'une façon approfondie, un autre auteur distingue parmi eux

---

[1] Blanford, *On the specific identity of the described forms of* Tanalia. (Mem. Linn. Soc. London, vol. XXIII, 1862, p. 609.)

deux sortes de variations : α) celle où « *un* individu apparaît *tout d'un coup* nettement différent de tous les autres », et β) celle où l' « on voit les caractères d'une espèce se modifier peu à peu » et où « la variation des caractères affecte non plus un seul individu, mais *tout un groupe* ou une série de groupes d'individus (¹) » ; cette dernière est la variation progressive, l'autre, la variation brusque ou discontinue.

c) A propos des *Cerion* des Bahamas, il a été déclaré aussi : « Ueberall sehen wir allmähliche Uebergänge im Sinne Darwins und nirgends plötzliche mutative Aenderungen im Sinne von De Vries (²). »

Cela ressort enfin de l'examen des courbes de variation : si, pour les différents caractères, les variations brusques étaient fréquentes, au sein d'une espèce, on le verrait à la courbe de fréquence des variations de ces caractères ; celle-ci présenterait un autre aspect que l'aspect régulier et presque symétrique de la généralité de ces courbes : car les variations discontinues sont des écarts brusques, non reliés au type moyen par une série d'intermédiaires.

Les « mutationnistes » ou partisans de l'évolution par variations discontinues, ont cherché à éluder cette objection de la rareté des variations brusques, en affirmant tout simplement que « les mutations ne suivent pas les règles de Quetelet (la loi binomiale) ».

Quoi qu'il en soit, il y a là un fait dont ils paraissent ne pas s'apercevoir ou s'inquiéter : c'est que la généralité des variations à apparence discontinue sont des plus rares, et qu'elles n'apparaissent que sur un nombre très limité d'individus : un sur des

---

(¹) COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* (ANN. SOC. AGRIC. LYON, 7ᵉ série, t. III, 1895, pp. 172 et 173.)

(²) PLATE, *Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahamas.* (VERH. DEUTSCH. ZOOL. GESELLSCH., 1906, p. 135.)

milliers, des millions ou davantage. Mais ils ne peuvent cependant pas nier, et ils le reconnaissent notamment quand ils disent, en parlant de variations mutatives : « Les espèces ne varient pas; seuls quelques individus se transforment (1). »

Encore faut-il faire observer que, par leur faible amplitude, les variations continues frappent nécessairement moins que d'autres, qu'elles ont été souvent moins remarquées et que, conséquemment, beaucoup d'entre elles ont fréquemment échappé. Au contraire, les variations brusques, précisément parce qu'elles sont les plus visibles, ne passent jamais inaperçues : elles ont sollicité les premières l'attention des observateurs et depuis plus d'un siècle on les catalogue soigneusement.

Et, malgré cela, chaque fois que la question est envisagée, non plus par des naturalistes peu versés en zoologie systématique (cytologistes, physiologistes, embryologistes et morphologistes purs), mais bien par des spécialistes en systématique, familiers avec la détermination et la description des espèces, l'abondance des individus présentant des variations continues est reconnue, à côté de la pénurie d'individus affectés de variation discontinue. Dans le jeune âge et surtout avant l'éclosion, les individus à variation discontinue sont moins rares (Ire partie, p. 291); mais ils disparaissent de bonne heure; et toutes les fois qu'on examine les individus adultes d'une même espèce, on constate que :

a) Les variations discontinues, au lieu de se manifester en nombre appréciable en un point spécial, n'apparaissent d'ordinaire que sporadiquement par-ci par-là dans toute l'étendue de l'air géographique, ou au cours de plusieurs générations successives;

---

(1) De Vries, *Espèces et Variétés*, traduction Blaringhem (Biblioth. sci. intern.), p. 296.

b) Au contraire, quand un caractère varie dans une espèce, sur de nombreux individus, sur la majorité ou même la généralité d'entre eux, les variations en sont essentiellement continues; et ce genre de variation peut atteindre la généralité des individus d'une région déterminée, et y constituer une « race » ou « variété ».

Une importante constatation s'affirme donc ici : la fréquence d'une variation est usuellement en raison inverse de son amplitude ou de sa discontinuité.

Si maintenant, après avoir examiné les variations au point de vue du nombre des individus qu'elles frappent, on considère les espèces au point de vue des diverses sortes de variation qu'elles offrent, on constate que le nombre des variations d'apparence brusque y est *beaucoup moins considérable* que celui des variations continues. Le tableau comparatif ci-dessus (p. 367) n'a guère pu être allongé dans sa première colonne (variations discontinues), alors qu'il avait déjà fallu assez de peine pour y opposer chaque fois un cas de variation brusque à une variation continue prise comme exemple.

La plupart des variations énumérées dans la première partie se présentent avec ces mêmes transitions progressives que les variations mentionnées dans la seconde colonne du tableau ci-dessus; on pourrait le faire voir en établissant pour beaucoup d'entre elles la courbe correspondante; on a dû nécessairement se borner à quelques exemples, étudiés plus particulièrement (voir pp. 77, 203, etc.).

Mais on ne pourrait étendre sensiblement la première colonne : ce qui résulte de ce que les variations d'apparence discontinue sont rares comparativement aux autres; tandis qu'au contraire, on pourrait allonger presque indéfiniment la seconde colonne (variations continues), et à titre d'exemples, citer les cas ci-après où les intermédiaires ont été formellement indiqués :

Origine de l'artère siphonale de *Nautilus pompilius* : gauche, médiane ou droite (p. 199);

Origine de l'aorte palléale antérieure de *Mytilus magellanicus,* plus ou moins en avant sur l'aorte antérieure (p. 195);

Aorte antérieure de *Ostrea angulata*, à deux ou trois branches, suivant que l'artère de l'adducteur et celle du rectum sont plus ou moins tôt séparées (p. 196) (on pourrait multiplier beaucoup ces cas de variations continues dans l'origine des vaisseaux);

Nombre d'orifices auriculo-ventriculaires de *Chiton goodalli,* de 4 à 8 (p. 184);

Nombre des denticules de la dent radulaire médiane de *Buccinum undatum* et autres formes voisines (p. 165);

Nombre des dents mandibulaires de *Janus cristatus* (p. 161);

Nombre des côtes mandibulaires dans de nombreuses espèces de Pulmonés : *Helix hortensis, H. nemoralis,* etc. (p. 158);

Nombre des branchies chez diverses espèces de Chitons (p. 203);

Nombre de houppes branchiales chez *Doris bilamellata* et la généralité des Doridiens (p. 208);

Largeur plus ou moins grande du voile buccal dans *Physa fontinalis* (p. 107);

Forme plus ou moins allongée et plus ou moins arrondie du lobe antérieur du foie gauche des embryons de *Limnaea stagnalis* (p. 345);

Soudure plus ou moins grande des branchies à l'abdomen (diverses espèces de Najades) ou entre elles (*Perna ephippium*) (p. 215);

Nombre des paquets d'acini hermaphrodites de la glande génitale dans divers Pulmonés et Nudibranches (pp. 223 et 224);

Nombre des digitations des glandes muqueuses (vésicules multifides du conduit femelle) dans de nombreuses espèces du genre *Helix* (p. 238);

Nombre des dents de l'opercule chez *Nassa reticulata* (p. 130);

Couleur des téguments entre la forme typique *(rufus)* de *Arion empiricorum* et sa forme *albus* (p. 147), entre la forme jaune et la forme noire de *Littorina obtusata* (p. 142), de *Physa fontinalis* (p. 146), etc.

Couleur des téguments siphonaux de *Cyclas cornea* (p. 151) ;

Nombre de digitations frontales chez *Polycera quadrilineata* (p. 107) ;

Présence ou absence d'épines sur la coquille de *Io spinosa* (p. 44) ;

Présence ou absence de nodosités sur la coquille de *Cassidaria echinophora* et nombre des rangs de ces nodosités (p. 46) ;

Ornementation de la coquille de *Tanalia aculeata* (p. 6) ;

Carène de *Neothauma tanganyicense* (p. 45) ; de *Iberus gualtieriarus*, de *Helix lapicida* (p. 46) ; de *Paludestrina jenkinsi* [1] ;

Présence ou absence de côtes chez *Cerion glans* (p. 49) ;

Nombre de côtes dans *C. glans*, les divers *Scalaria*, etc. (p. 48) ;

Présence ou absence de côtes dans *Planorbis nautileus*, *Helix pulchella*, etc. (p. 49) ;

Hauteur de la coquille de *Patella vulgata* (intermédiaires par la hauteur et en même temps par la station ; la forme *intermedia* Jeffreys, faisant le passage entre la forme haute la plus éloignée du niveau de la basse mer (var. *conica* Brown) et la forme aplatie, la plus voisine du niveau de la mer basse (var. *depressa* Pennant) ;

Taille de la coquille dans presque toutes les espèces ; exemple : entre *Bursa rubeta* forme typique et sa « variété » *gigantea* qui est trois fois plus grande [2] ; et ici encore on observe souvent des intermédiaires à la fois par la taille et par la station ; exemple : *Nassa reticulata*, dont la forme baltique est petite et mince, tandis que la forme méditerranéenne est grande et épaisse ; de nombreuses formes reliant ces deux extrêmes se

(1) Jackson, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1916, p. 364 : forme carénée, semi-carénée et non carénée.

(2) Smith, *Note on* Bursa (Tutufa) rubeta = Triton lampas (*Lamarck et auct.*). (Journ. of Conch., vol. XIV, pp. 230 et 231 : « At first sight it seems ridiculous to consider them forms of the same species. However, in the large serie I have examined, the connecting links appear to be present. »)

rencontrent dans la mer du Nord et sur les côtes de l'Europe ([1]);

Forme de *Arionta californiensis* : il y a tous les intermédiaires entre la forme haute et imperforée (de la région fraîche et humide) et la forme déprimée et ombiliquée (de la région chaude et sèche) ([2]);

Hauteur de la spire entre *Limnaea peregra* et sa variété *involuta*; la forme intermédiaire a été désignée sous le nom de *pratennis*; chaque étang de la région a sa forme distincte dont beaucoup approchent de *involuta* et de *praetennis* ([3]);

Columelle lisse ou plissée de *Nassa picta* (p. 46);

Nombre des plis columellaires dans chacun des divers *Voluta* : *V. colocynthis*, *V. ancilla*, *V. magellanica*, etc. (p. 46), et dans bien des espèces de Pulmonés (p. 47);

Ombilic étroit ou large de *Helix cespitum* ([4]) (p. 28);

Bandes colorées de nombreux *Helix* et *Paludina* (p. 43);

Couleur, entre la teinte normale de la coquille et l'albinisme de celle-ci : *Helix lapicida* ([5]), *Hyalinia nitida*, *Helix pomatia*, *H. vermicula*, *H. nemoralis*, etc. ([6]);

Couleur de la coquille d'un grand nombre de Mollusques : *Littorina littorea* (p. 42), *Tellina tenuis* (p. 57), *Mesodesma donacilla* (p. 56), *Pecten opercularis*, *P. irradians* (p. 57), etc.;

Taille de la coquille de *Mactra solida* et de sa « variété » *elliptica* (p. 56);

([1]) Möbius, *Die Bildung, Geltung und Beziehung der Artbegriffe und ihre Verhältnisse zur Abstammungslehre.* (Zool. Jahrb., Bd I, 1886, p. 257.)

([2]) Cooper, *On the Law of Variation in the Banded Californian Land Shells.* (Proc. Calif. Acad. Sci., vol. V, 1875, p. 122.)

([3]) Stelfox, *A list of the Land and Freshwater Mollusks of Ireland.* (Proc. R. Irish. Acad., vol. XXIX, 1911, p. 110.)

([4]) On ne rencontre jamais les deux formes sans intermédiaires; ou quand il y a une solution de continuité, elle « ne résulte que de l'insuffisance des matériaux d'études ». (Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* [Loc. cit., p. 100].)

([5]) Bollinger, *Zur Gasteropodenfauna von Basel und Umgebung.* Bâle, 1909, p. 78.

([6]) Locard, *Sur quelques cas d'albinisme et de mélanisme chez les Mollusques terrestres et d'eau douce de la faune française.* (Mém. Soc. Agric. Hist. nat., etc., de Lyon, 1883, pp. 8, 10, 11, 12, etc.)

Ornementation de la coquille de *Venus gallina* (¹), de *Pholas dactylus* (²);

Forme et dimensions relatives des pièces dorsales supplémentaires de *P. candida* (p. 66).

Il y a donc une multitude de variations présentant des intermédiaires, c'est-à-dire « continues ». Et la chose est vraie tant pour les variations méristiques que pour les variations substantives (forme, couleur, taille); tandis que de l'un et de l'autre côté les variations d'apparence discontinue sont beaucoup moins nombreuses.

Du côté mutationniste, on affirme cependant « que les mutations sont innombrables et emplissent des volumes entiers (³) ». Mais des volumes entiers ne suffiraient pas pour énumérer toutes les variations continues relevables dans le règne animal. Et alors que Bateson (1894) n'indique qu'une vingtaine de variations discontinues relatives aux Mollusques, il est rapporté ici plusieurs milliers de variations, presque toutes dans l'organisation et sans guère comprendre la coquille; parmi elles, comme on le voit, le plus grand nombre est d'ordre continu. Et dans tous les groupes d'ailleurs il est bien connu que les faibles écarts sont beaucoup plus nombreux que les forts. (Loi de Quetelet.)

Les diverses variations continues d'un même organe sont donc d'une façon absolue en bien plus grand nombre (s'observant dans plus d'espèces) que les variations d'apparence discontinue, qui sont rares relativement et absolument; c'est-à-dire que dans la plupart des cas où il y a variation, il y a des transitions entre la forme normale et la variation observée, tandis que les variations discontinues sont également rares dans les individus et dans les espèces.

(¹) DESHAYES, *Traité élémentaire de Conchyliologie,* t. I, 2ᵉ partie, 1850, p. 568.)

(²) DESHAYES, *Histoire naturelle des Mollusques (Exploration de l'Algérie),* 1844, p. 108.

(³) CUÉNOT, *La genèse des espèces animales.* Paris, 1911, p. 191.

3. — Les variations au point de vue de l'orientation.

I. — Le sens dans lequel un caractère varie n'est pas ordinairement indifférent ou indéterminé; et ses variations ne se manifestent pas également dans diverses directions; en d'autres termes, un organisme ne varie pas d'une façon absolument quelconque : il est lié à un certain nombre de possibilités.

L'évolution n'est pas libre, en effet; elle est soumise à un double déterminisme, qui ne permet pas que les variations aient lieu dans tous les sens et « au hasard » ; ce double déterminisme comprend :

1° Le mode d'organisation particulier de l'être vivant considéré;

2° Les conditions particulières du milieu habité.

La première cause a surtout pour effet de limiter la variation; même le nombre des types tératologiques est limité dans une espèce donnée. La seconde raison a surtout pour effet d'orienter les variations.

Cette idée d'orientation dans la variation, généralement attribuée à Eimer [1], est bien plus ancienne :

Non seulement le botaniste Asa Gray parlait déjà en 1860 de « variation among definite line », mais Darwin lui-même avait manifestement reconnu et indiqué en divers endroits le phénomène en question [2]. Gulick, à propos des *Achatinella* des îles

---

(1) EIMER, *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften, nach den Gesetzten organischen Wachsens,* I. Teil, Iéna, 1888; II. Teil : *Orthogenesis der Schmetterlinge.* Leipzig, 1897.

(2) DARWIN, *L'origine des espèces,* traduction Barbier, p. 99 : « On ne peut guère douter non plus que la tendance à varier dans *une même direction* n'ait été quelquefois si puissante que tous les individus de la même espèce se seraient modifiés de la même façon *sans l'aide d'aucune espèce de sélection.* » — *Variation des Animaux et des Plantes,* t. II, p. 256 : « Il est probable que lorsqu'un organisme a varié d'une certaine manière, il variera encore *dans le même sens,* si les conditions qui ont déterminé la première variation sont demeurées les mêmes. »

Sandwich, y signale le changement moyen *dans une direction*, comme un facteur de la rapidité de l'évolution ([1]). Et Cope, indépendamment de Eimer, reconnaît aussi l'existence de « variations dans une direction définie, déterminée par l'action du milieu([2]) ».

De son côté, Schiaparelli a énoncé un « principe de l'évolution réglée ou à type fixe », qui se rattache en somme à cette même conception de l'évolution orientée; il considère en effet que le mouvement qui représente l'évolution cesse d'être libre « comme dans la théorie darwinienne ordinaire ([3]) ». Enfin, plus récemment, Osborn a encore donné un nouveau nom à la même chose, en créant le terme de « rectigradation », pour un changement graduel *dans une direction définie*, rappelant les « mutations » de Waagen ([4]).

L'évolution orientée, encore nommée « orthogenèse » (par Haacke, 1893), ne veut pas dire évidemment que des variations ne se manifestent pas simultanément en de multiples sens. Toutefois, entre ces variations diversement dirigées, parfois nombreuses, mais n'aboutissant pas toutes, il y en a, pour un caractère donné, chez une espèce donnée et dans une localité donnée, une plus particulièrement fréquente, prédominante, qui l'emporte : c'est suivant elle que l'espèce se modifie de plus en plus (au point de vue du caractère considéré), tant que persistent les conditions du milieu.

Cette orientation de la variation est due au fait simultané de l'hérédité et de la continuité de l'action extérieure modificatrice.

En effet, pour ce qui concerne cette dernière cause, plus un organe s'écarte de son équilibre originel, par suite de modifica-

---

([1]) GULICK, *On Diversity of Evolution under one set of External Conditions.* (JOURN. LINN. SOC. LONDON [ZOOL.], vol. XI, 1872, p. 504.)

([2]) COPE, *The primary Factors of Evolution,* 1896, p. 13.

([3]) SCHIAPARELLI, *Studio comparativa tra le forme organiche naturali e le forme geometriche pure.* Milan, Hoepli, 1898.

([4]) OSBORN, *Darwin and Paleontology,* in FIFTY YEARS OF DARWINISM. New-York, 1909, p. 209.

tion d'un facteur extérieur, plus il a de raisons de s'en écarter de plus en plus par la suite, toujours dans le même sens : c'est la réaction individuelle de l'organe sur le fonctionnement (réciproque de l'action du fonctionnement sur l'organe), ce qui rend la réversion impossible, et contribue ainsi à causer l'irréversibilité de l'évolution.

Et pour ce qui concerne l'hérédité, cette « action cumulative » du même facteur modifiant lentement le type, toujours dans le même sens, sur un nombre toujours plus grand d'individus, il en résulte que cette variation n'est pas arrêtée par l'amphimixie et qu'il n'y a pas, à son sujet, effet de la loi de Galton ou de retour à la moyenne; d'où son importance au point de vue de l'hérédité. Il est donc permis de dire que sont héréditaires, seulement les variations provenant de variations de l'environnement, qui se continuent *dans la même direction* (1).

II. — D'autre part, cette orientation d'une variation n'est pas toujours nettement visible au cours d'une même génération, pour des caractères non méristiques, c'est-à-dire pour des caractères « substantifs » variant d'une façon lente et continue; elle apparaît plus facilement dans les caractères méristiques, au sujet desquels des mesures précises sont plus aisées.

La preuve du sens déterminé de leur variation peut se trouver alors dans les courbes construites d'après l'examen d'un nombre suffisant de cas individuels. Malgré de fréquents exemples de symétrie, on rencontre de nombreuses courbes où le mode ou ordonnée maximum ne coïncide pas avec la moyenne; celle-ci passe en effet souvent de l'un ou de l'autre côté (positif ou négatif) du mode, c'est-à-dire que les cas ne sont pas répartis également de part et d'autre de la moyenne; et cela indique dans quel sens la variation prédomine ou est orientée (voir les exemples plus loin).

---

(1) Ortmann, *Science*, vol. XXVII, 1908, p. 546.

Dans ces modifications du nombre des parties, la variation peut être vers l'augmentation (hypermérie) ou vers la diminution (hypomérie) ; ces deux sortes de modifications s'observent, et non pas seulement l'hypomérie, comme on a voulu l'établir (¹); il semblerait plutôt que les hypermériès soient plus fréquentes, mais les observations ne sont pas encore assez nombreuses pour l'affirmer définitivement.

Cet écart du mode et de la moyenne dans une seule et même génération, est généralement minime; mais ce qui se produit pendant une génération, se renouvelle aux suivantes, et progressivement, l'orientation est de plus en plus marquée.

III. — En effet, pour des caractères non méristiques comme pour des caractères méristiques proprement dits, on constate *après plusieurs générations*, que de nombreuses variations sont bien nettement orientées dans une direction unique : de génération en génération, le mode se déplace, s'éloignant de plus en plus de la moyenne de la première génération considérée. C'est ce qu'on aperçoit nettement quand on compare les générations successives :

1° Dans des élevages expérimentaux appropriés ; par exemple :

a) Orientation vers l'albinisme : dans une lignée de *Limax cinereo-niger* pâles et blanchâtres (²).

b) Orientation vers le nanisme et l'élongation de la spire : dans une lignée de *Limnaea megasoma* (³).

(¹) ROSA, *La Riduzione progressiva della variabilita e suoi rapporti coll'estinzione e coll'origine delle specie*. Turin, Clausen, 1899.

(²) KÜNKEL, *Ein bisher unbekannter, grundlegenden Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei Nacktschnecken*. (VERH. GESELLSCH. D. NATURFORSCH., Bd LXXXIII [1911], p. 437, 1912.)

(³) WHITFIELD, *Description of* Limnaea (Bulimnaea) megasoma *Say, with an Account of changes produced in the offspring by unfavorable conditions of Life*. (BULL. AMER. MUS. NAT. HIST., New-York, vol. I, 1882, p. 35.)

2° Dans une même espèce représentée par des individus actuels et par d'autres subfossiles ou fossiles (voir également ci-après d'assez nombreux exemples) : « Un caractère qui a commencé à changer, continue pendant longtemps après et le plus ordinairement par de multiples « mutations » successives dans le même sens, de sorte qu'il peut être question de l'orientation de la variation d'une série (1) ».

3° Chaque fois que l'évolution phylétique d'un groupe de Mollusques a été examinée à ce point de vue, il a été reconnu qu'elle est le résultat de variation dans une direction déterminée, par exemple pour les Céphalopodes Dibranches (2), les Chitonides (3), les Lamellibranches (4), etc.

Les divers exemples de variation orientée montrent en effet toujours leurs stades successifs séparés par des différences progressives; et chaque fois que le mode y est différent de la moyenne (signe d'une orientation actuelle de la variation), ce n'est pas par une différence brusque, mais toujours par une différence modérée, le mode et la moyenne demeurant plus ou moins voisins (5).

---

(1) NEUMAYR, *Die Mittelmeer-Conchylien und ihre jungtertiären Verwandten*. (JAHRB. MALAKOZ. GESELLSCH., Bd VII, 1878, p. 211.)

(2) BROCK, *Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden*. (MORPHOL. JAHRB., Bd VI, 1880, pp. 290 et 291.)

(3) PLATE, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*, teil C. (LOC. CIT., pp. 531-534.)

(4) Il y a orientation manifeste dans l'accroissement de surface de la branchie au cours de l'évolution phylétique : d'abord par le reploiement des filaments vers la face dorsale, puis par plissement transversal des lames branchiales ainsi formées.

(5) Le développement ontogénétique concorde d'ailleurs avec le développement phylogénétique orienté, tant dans les variations orientées actuelles, que dans celles qui sont révélées dans la phylogénie basée sur l'anatomie comparée; exemple : du premier cas : les digitations palléales de *Physa fontinalis*, dont la variation est orientée vers l'augmentation lente du nombre de ces digitations; à l'origine, il n'y en avait chez l'embryon qu'une seule ou très peu, puis le nombre en augmente progressivement (fig. 16); du deuxième cas : le développement embryonnaire des branchies des Lamellibranches montre d'abord les filaments simples, se repliant progressivement (*Mytilus, etc.*) et les lames branchiales d'abord lisses, se plissant ultérieurement.

IV. — S'il arrive que les variations soient manifestement orientées, elles ne le sont pas, toutefois, en vertu d'une « tendance interne » que rien n'a pu déceler. L'orientation se décompose en effet en une série de variations successives héritables, de plus en plus marquées à chaque phase ontogénétique nouvelle et conséquemment à chaque génération ultérieure. Et tout se passe comme si, en chaque unité de temps, s'ajoutait à la variation précédente, une variation de même sens; la conception de la variation orientée se rattache ainsi au principe des effets cumulatifs ou du renforcement des caractères. C'est donc un résultat, une conséquence, et nullement une « tendance », la sélection ayant écarté les variations accidentelles dans certaines directions moins bien appropriées au milieu [1].

L'orientation dérive de ce que les variations ne sont jamais en nombre indéfini et dans des directions absolument quelconques, mais bien déterminées par les circonstances extérieures; or celles-ci sont aussi de nature bien définie et non quelconque, ainsi que leurs modifications éventuelles.

En conservant à ces variations de sens déterminé le nom de « orthogénétiques », il faut donc comprendre le terme « Orthogenèse » autrement qu'avec la signification de « tendance interne » ou de direction « prédéterminée »; il faut y voir une

---

(1) L'interprétation donnée avant Eimer et Cope, par Fontannes (*Sur les causes de la variation dans le temps des faunes malacologiques, à propos de la filiation des* Pecten restitutensis *et* P. platissimus [Bull. Soc. Géol. France, 3e série, t. XII, 1884, p. 361]), n'est donc différente qu'en apparence : « La transformation finale n'est pas due à l'ensemble de l'espèce se mouvant lentement et continuellement dans une direction unique, mais bien à l'extinction de certaines variétés anciennes qui ont disparu sous des influences diverses et à la survivance de certaines autres qui, par le fait d'une distribution particulière ou d'une plus grande force de résistance aux changements de milieu, ont continué la lignée, en lui imprimant un facies spécial, conséquence forcée de la loi d'hérédité. » En effet, les variétés « douées d'une plus grande force de résistance *aux changements de milieu* », sont celles qui se sont le mieux adaptées par la réaction le mieux appropriée à l'action continue de ce milieu.

orthogenèse déterminée par l'action des facteurs extérieurs, ou orthogenèse ectogène [1], sans tendance interne ; et pour tout dire, nous n'en pouvons envisager d'autres, contrairement à de rares auteurs [2].

La généralité des variations étant due à des facteurs extérieurs, on s'explique que pour chacun de ceux-ci il y ait dans chaque espèce d'organisme, une seule variation obligatoire par laquelle elle doit réagir mécaniquement (action spécifique des facteurs du milieu) ; et cette réaction, déterminée par le facteur extérieur considéré, est toujours plus ou moins pareille (orthogénétique) pour les divers individus plus ou moins semblables, tant que ce facteur continue à agir.

V. — On ne s'est pas appliqué spécialement et méthodiquement, jusqu'ici, à rechercher les exemples de variation orientée ; mais rien qu'en réunissant les constatations occasionnelles, faites indépendamment de toute considération théorique, il est déjà possible de dresser une liste très démonstrative. Voici de ces exemples de variation orientée rencontrés chez des Mollusques, d'abord dans les espèces actuelles, puis dans des formes

---

(1) P. und F. Sarasin, *Die Landmollusken von Celebes*. Wiesbaden, 1899, p. 238. — Tel est d'ailleurs le sentiment de Eimer lui-même (*Ueber bestimmt gerichtet Entwickelung (Orthogenese) und über die Ohnmacht der Darwinsche Zuchtwahl bei der Artbildung* [Congrès intern. Zool., 3e session, 1896, p. 150 : « Les causes de l'orthogenèse se trouvent « in der Wirkung äusserer Einflüsse, Klima, Nahrung, » auf die gegebene Constitution des Organismus »]). » — C'est encore l'avis de Cope, *The primary Factors of Evolution*, 1896, p. 13 ; de Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*, teil C (Loc. cit., 1901, p. 535 : « L'orthogenèse dans les Chitons est la conséquence de l'action des facteurs extérieurs et non d'une impulsion formatrice intérieure autogène ») ; de Ortmann, *Science*, Bd XXVII, 1908, p. 346 : « Variations provenant de variations de l'environnement qui se continuent dans le même sens » ; etc.

(2) Metcalf, *Adaptation through natural Selection and Orthogenesis*. (Amer. Natur., vol. XLVII, 1913, p. 69 : « One is irresistably drawn to believe that there was in these Paludinas an internal tendency to mutate from generation to generation towards increasing rugosity of the shell and rugosity of its aperture ».)

subfossiles ou fossiles, comparées à leurs descendants d'aujourd'hui, ou à leurs ancêtres immédiats :

1° Les exemples que j'ai spécialement étudiées (Ire partie, pp. 74, 166, etc.) n'ont pas été choisis au hasard mais bien parce qu'ils sont tous des exemples de variation très fréquente; dans chacun d'eux, ainsi que dans bien d'autres indiqués ci-après, il y a variation orientée :

a) Orientation vers l'augmentation du nombre (hypermérie) des digitations du bord palléal chez *Physa fontinalis;* moyenne : 5 à gauche, 7 à droite; mode : respectivement 6 et 8 (p. 74).

b) Orientation vers l'augmentation du nombre des denticules de la dent radulaire médiane chez *Nassa reticulata* (p. 166) et dans divers autres Buccinidae : *Volutopsis norvegica, Buccinum undatum, Neptunea antiqua* (1).

c) Orientation vers l'augmentation de la longueur de l'aire striée de la coquille de *Sepia officinalis* (p. 67).

d) Orientation vers la diminution du nombre des valves des Chitons : sur 8 cas connus de nombre anormal de valves, *tous* sont en dessous du nombre moyen ou normal de 8 : huit fois 7, trois fois 6, deux fois 3 (p. 22).

e) Orientation vers la sinistrorsité prépondérante : *Partula otaheitana,* dans les vallées de Tahiti, où il est amphidrome, montre que les individus sénestres « breed truer to their

---

(1) Lebour, *On Variation in the Radula of certain Buccinidae.* (Journ. of Conch., vol. XI, 1906, p. 285.)

type (1) », c'est-à-dire donnent un pourcentage de jeunes sénestres plus grand que le pourcentage de jeunes dextres donnés par les individus dextres.

f) Orientation vers la diminution du nombre des orifices ouverts dans la coquille de *Haliotis tuberculata* : le mode est un peu en deçà (en dessous) de la moyenne (p. 50).

g) Orientation vers la diminution de l'indice (diminution de la longeur par rapport à la largeur) dans la coquille de *Limnaea stagnalis* nouveau-nés (p. 343).

h) Orientation vers une plus grande largeur chez *Limacina retroversa* : le mode est au delà de la moyenne, vers l'augmentation, dans la variation de la largeur maximum du dernier tour (2).

i) Orientation vers la diminution relative de la hauteur dans la variation de l'indice (quotient de la hauteur divisé par la longueur) chez *Tapes pullaster* (3).

j) Orientation vers l'augmentation du grand axe dans l'indice d'ellipticité de la coquille d'une forme de *Patella* de la Manche (4).

k) Orientation vers l'augmentation du nombre des orifices auriculo-ventriculaires des Chitonidae lorqu'il y en a normale-

---

(1) Mayer, *Some species of* Partula *of Tahiti. A Study in Variation.* (Mem. Mus. Compar. Zool., vol. XXVI, 1902, p. 125.)

(2) Bonnevie, *Pteropoda.* (Rep. Sci. Results « Michael Sars » Exped. 1910, vol. III, part I, 1913, p. 17.)

(3) Anthony, *Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 9e série, t. I, 1905, pp. 215 et 216.)

(4) Malard, *Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des Patelles.* (Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1903, pp. 272 et 273.)

ment une ou deux paires; augmentation observée plusieurs fois (8 cas) dans chacun des genres *Acanthopleura, Cryptoplax, Tonicella, Boreochiton* (p. 184) ([1]).

l) Orientation vers l'augmentation du nombre des digitations du voile frontal de *Polycera quadrilineata* : variation en plus jusqu'à 13, au lieu de la moyenne normale 4 (p. 107).

m) Orientation vers l'augmentation du nombre des branchies palléales dans *Goniodoris nodosa* : moyenne 13, augmentation jusqu'à 16, plus souvent que diminution jusqu'à 11 (p. 208).

n) Orientation vers la diminution du nombre de ces mêmes branchies de Doridiens; une seule fois, dans *Ancula cristata,* 2 au lieu de 3, et une fois 2 au lieu de 3 dans *Aegires punctilucens* (p. 208).

A côté de ces cas où des courbes ont été ou auraient pu être dressées, en voici un certain nombre d'autres pour lesquels, sans que des mesures ou numérations aient été faites, une orientation nette a cependant été reconnue :

o) Orientation vers l'allongement de la spire de *Pyramidula alternata* ([2]).

p) Orientation dans la variation des bandes des *Helix nemoralis* importés aux États-Unis (« colonie » de Lexington; direction différente suivant les différents endroits) ([3]).

([1]) Une hypomérie n'a été constatée que bien rarement, quand le nombre normal était deux paires : dans *Plaxiphora simplex, Chiton subfuscus* et *Ischnochiton pectinatus.*

([2]) Baker, *Spire variation in* Pyramidula alternata. (Amer. Natur., vol. XXXVIII, 1904, p. 661.)

([3]) Howe, *Variation of the Shell of* Helix *in the Lexington Colony.* (Amer. Natur., vol. XXXII, 1898 [une destruction très considérable d'individus ne modifie pas l'orientation].)

q) Orientation dans la disposition des bandes sur la coquille de divers Helicidae (peut-être de la généralité), par exemple : *H. nemoralis* et *H. hortensis*, où certaines combinaisons ne se rencontrent jamais et où est bien moins fréquente la disparition des bandes 3 et 5, c'est-à-dire de la moyenne et de l'inférieure [1] ; *Cochlostyla conoidea* (à *trois* bandes seulement), où est rare la disparition des bandes 2 et 3, c'est-à-dire aussi de la moyenne et de l'inférieure [2].

r) Orientation dans la forme et l'ornementation des Pulmonés terrestres de Célèbes, où il a été reconnu une variation orthogénétique par l'existence de certaines chaînes d'espèces d'une même direction [3].

---

(1) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 165 (*H. nemoralis*) et p. 170 (*H. hortensis*). — Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (Loc. cit., p. 107.) — Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsern Hain- und Gartenschnecken*. (Schw. Naturforsch. Gesellsch., 1906, p. 244, pl. III.) — C'est *surtout* la troisième bande qui persiste le plus souvent seule; cela ressort du tableau donné par Coutagne (p. 106) et de celui de Gyngel (Helix nemoralis *et* H. hortensis : *their colour and band variation and distribution — some comparisons* [Journ. of Conch., vol. XIII, 1911, p. 243]). — Cette fréquence de la troisième bande conservée seule est encore confirmée par Hadden, *The non-marine Mollusca of Worcestershire*. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1913, p. 108 : « The most frequent forms are 00000 and 00300 ».) — Collier, *Notes on the section Tachea of* Helix. (Ibid., vol. XIV, 1913, p. 121 : « 00300 very common in *H. nemoralis* ».) — Collier, Helix nemoralis *L. in North-West Donegal*. (Ibid., vol. XII, 1909, p. 295 : « 00300, which is so common in most places »; etc.) — Et les observations suivantes montrent combien il est rare que la bande 3 soit la bande manquante : Horsley, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1909, p. 268 : « Variation 12045 always rare in the whole family of Helicidae ». — Dean, *ibid.*, vol. XII, 1907, p. 41. — Jennings, *ibid.*, vol. XIII, 1907, p. 138 : « Generally regarded by conchologists as scarce » : un seul exemple dans une nombreuse colonie; d'autres cherchés depuis, sans succès. — C'est d'ailleurs cette troisième bande qui apparait la première dans les jeunes individus : on peut donc en conclure que c'est la plus archaïque (et non les deuxième et quatrième, comme cela a été supposé autre part); le retour à la forme « unifasciée » avec la seule troisième bande, serait ainsi un phénomène d'atavisme.

(2) Sumner, *The varietal tree of a philippine Pulmonate*. (Trans. New York Acad. Sci., vol. XV, 1896, p. 140.)

(3) *Nanina cincta, Planispira zodiacus, etc.* : F. und P. Sarasin, *loc. cit.*, 1899, p. 235.

s) Orientation vers la diminution de saillie et l'augmentation du nombre des côtes chez *Cerion glans* ([1]).

t) Dans la variation des dessins sur la coquille des Gastropodes marins en général, il a été observé la même orthogenèse que chez d'autres groupes ([2]).

u) Orientation dans la variation de couleur des Pulmonés nus : « there is a tendency for certain, if not all, species to vary *in well marked directions* so far as colour is concerned ([3]) ».

v) Enfin les deux exemples, rapportés auparavant, de l'orientation vers l'albinisme chez *Limax cinereo-niger*, et vers l'allongement de la spire dans *Limnaea megasoma* (p. 381), trouvent également leur place ici.

2° A côté de ces exemples pris dans les formes actuelles, on peut en trouver qui sont encore plus démonstratifs, peut-être, dans des cas où une espèce vivant non seulement aujourd'hui, mais encore précédemment, a laissé des restes plus anciens qu'on peut comparer aux exemplaires de maintenant (lorsqu'il y a descendance *sur place*). — Diverses espèces marines japonaises d'Omori, où sur un immense amas de matériaux préhistoriques (shell-heaps), on a choisi seulement les spécimens adultes et parfaits, pour cette comparaison :

a) *Eburna japonica*, dont la spire déjà longue, s'est allongée encore, depuis l'époque préhistorique, l'angle au sommet ayant passé de 61°45 à 57°45 ([4]) (fig. 263).

([1]) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln*. (Loc. cit., 1907, p. 456.)

([2]) Linden, *Die Entwicklung der Sculptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres*. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXI, 1896, p. 313.)

([3]) Collinge, *Colour Variation in some British Slugs*. (Journ. of Conch., vol. XII, 1909, p. 235.)

([4]) Morse, *Comparison between the ancient and the modern Molluscan Fauna of Omori, Japan*. (Mem. Sci. Depart. Univ. Tokio [Extract], 1879, p. 9.)

b) *Natica lamarcki,* où la spire déjà courte et aplatie, s'est aplatie encore davantage [1] (fig. 264).

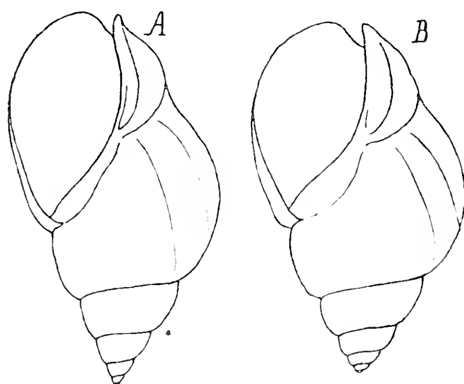


Fig. 263. — *Eburna japonica,* coquille d'Omori : *A*, spécimen normal récent; *B*, spécimen normal ancien (des Shell-Mounts). — D'après Morse.

c) Orientation vers l'augmentation du nombre des côtes rayonnantes dans divers *Arca; A. granosa,* anciens, 18 à 20;

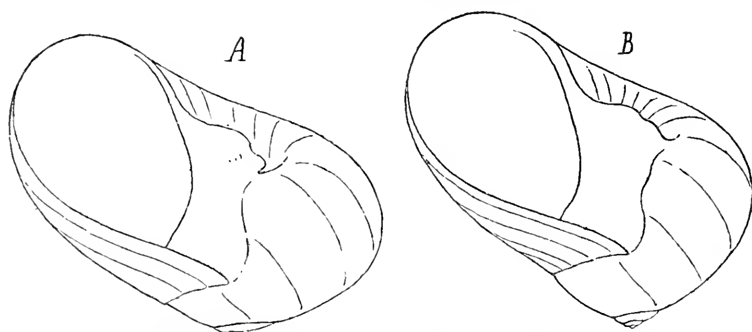


Fig. 264. — *Natica lamarcki,* coquille d'Omori : *A*, spécimen normal récent; *B*, spécimen normal ancien (des Shell-Mounts). — D'après Morse.

récents, 23 à 26; *A. inflata,* anciens, 39,62, récents, 41,2; *A. subcrenata,* anciens, 30 $^{1}/_{2}$, récents, 33 $^{1}/_{2}$ [2].

---

(1) Morse, *loc. cit.*, p. 11.

(2) Idem, *loc. cit.*, respectivement pp. 3, 4 et 5.

d) Orientation vers l'augmentation du rapport de la hauteur à la longueur: *Arca crenata* anciens, 79,1 %, récents, 81,2 % [1].

e) Variation orientée dans *Nassa (Ilyanassa) obsoleta* depuis les spécimens préhistoriques des « aborigen shell-heaps » jusqu'aux actuels [2].

f) Orientation vers l'aplatissement de la spire dans *Lunatia heros* et vers le raccourcissement dans *Mya arenaria*, depuis le dépôt des « shell-heaps » (Amérique du Nord) [3].

g) Orientation vers la diminution de la taille et surtout de la largeur, dans les *Ampullaria* de Floride : les spécimens récents étant plus allongés en même temps que plus petits; l'indice des individus anciens est 1,53, celui des actuels 1,6 [4].

h) Orientation vers le raccourcissement de la spire dans *Ptisanula limnacoides* : les spécimens de la transgression de la fin de l'époque glacaire sont hauts et étroits (indice : 3,1/1,7) ; les actuels sont plus déprimés et plus larges (indice : 2,7/1,6) [5].

i) Orientation vers la diminution de la taille, chez *Pleurodonta acuto-goniasmos*, les anciens étant plus grands [6].

j) Orientation vers une réduction de la taille, dans les kjökkenmöddings danois; divers Mollusques comestibles montrent une taille supérieure à celle des exemplaires actuels de la même

---

(1) Morse, *loc. cit*,, pp. 3 et 4.

(2) Idem, *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, vol. XVIII, p. 190.

(3) Idem, *Changes in* Mya *and* Lunatia *since the deposition of the New England shell-heaps*. (Amer. Journ. Sci., 3e série, vol. XXII, 1882, p. 323.)

(4) Wyman, *On the freshwater shell-heaps of the Sint John's River, East Florida*. (Amer. Natur., vol. II, 1869, pp. 393 et 449.)

(5) Odhner, Ptisanula limnaeoides, *a new arctic Opisthobranchiate Mollusc, its anatomy and affinities*. (Ark. för Zool. [K. Svensk. Vetenskapakad. Stockholm], Bd VIII, no 25, 1914, p. 3.)

(6) Brown, *Variation in some Jamaïcan shells of* Pleurodonta. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. LXIII, 1911, pp. 141 et 144.)

région, notamment *Cardium edule* et *Littorina littorea*, « decidedly larger than any now found in the neigborhood (1) ».

k) Orientation vers une augmentation du nombre des côtes rayonnantes dans *Cardium edule* de la côte belge : le nombre en est un peu moindre chez les individus trouvés dans les kjökkenmöddings que dans les individus actuels du voisinage (2).

l) Orientation vers une réduction de la taille dans assez bien d'espèces terrestres (Gastropodes) de Madère, dont les individus sont plus grands à l'état fossile qu'à l'époque actuelle (3).

Des comparaisons établies sur de plus longues périodes donnent à fortiori de semblables résultats, mais avec une plus grande amplitude encore; ainsi, depuis le Pliocène :

m) Orientation vers l'élévation de la spire, dans *Helix semperiana* passant progressivement à *Helix (Leucochroa) candidissima*, de la même région (Constantine) (4).

n) Orientation vers la « spinosité » dans les *Fulgur* floridiens : *F. contrarius* du Pliocène faisant le passage insensible au *F. perversus* actuel (5).

o) Orientation vers la diminution du nombre des côtes dans *Pecten irradians* : les côtes étaient plus nombreuses à l'époque pliocène (21,7 à 22) qu'à l'époque actuelle (20,3 à 20,5) (6); en outre, orientation vers une globosité plus prononcée, relativement au diamètre ventro-dorsal (7).

---

(1) LUBBOCK, *Prehistoric Times*, p. 231.

(2) MASSART, in WÉRY, *Sur le littoral belge*. Bruxelles, 2e édit., 1902, p. 102.

(3) FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, p. 231.

(4) THOMAS, *Sur une forme ancestrale de l'*Helix (Leucochroa) candidissima. (BULL. SOC. SCI. NANCY, 2e série, t. IX, 1887, pl. et p. 7.)

(5) LEIDY, *Remarks on the nature of organic species*. (TRANS. WAGNER FREE INSTIT. OF SCI., 1889, pp. 51 et 52, pl. IX et X, fig. 1 à 7.)

(6) DAVENPORT, *On the variation of the Shell of* Pecten irradians. (AMER. NATUR., vol. XXXIV, 1900, pp. 874 et 875.)

(7) DAVENPORT, *Science*, 30 août 1901 (les formes du N. sont plus éloignées à ce point de vue que celles du S. : Tampa).

p) Depuis le Miocène moyen (Helvétien), orientation vers l'augmentation graduelle du nombre des digitations de la coquille des *Chenopus : C. meridionalis*, 2; *C. uttingerianus*, 3; *C. serresianus*, 4 ou 5 [1].

3° Enfin, dans les fossiles proprement dits (espèces éteintes), l'orthogenèse a été souvent constatée : « mutation » dans le sens primitif du mot (Waagen, Neumayr et les paléontologistes en général), par exemple :

a) Orientation vers la carination et la spinosité dans les Paludines de Slavonie, au Pliocène inférieur, lisses; au Pliocène moyen, carénées (comme aujourd'hui les *Tylotoma* et *Eyriesia*, et la forme carénée du *Paludina (Neothauma) tanganyicensis*, page 45, du sud du lac Tanganyika, et du *P. margeriana*, du lac Tali-Fou, Yunnan); au Pliocène supérieur, subépineux; variation dans une direction, due à des facteurs constants du milieu [2].

b) Orientation vers la carination des *Paludina*, *Melanopsis* et *Neritina* de Cos, dans la succession des formes de plus en plus récentes, rencontrées sur place [3].

c) Orientation vers l'élongation de la spire dans *Planorbis multiformis* [4].

---

(1) Sacco, *Le Variazioni dei Molluschi*. (Boll. Malac. Ital., vol. XVIII, 1895, p. 158, pl. V, fig. 1 à 15.)

(2) Neumayr, *Die Stämme des Tierreichs*, 1889, pp. 60 et 61 (d'après Neumayr und Paul, *Die Congerien- und Paludinaschichten Slavoniens* [Abhandl. k. k. Geol. Reichsanstalt, Wien, Bd VII, 1875]).

(3) Tournouer, *Fossiles tertiaires de l'île de Cos*. (Ann. Sci. École normale Paris, 3e série, t. V, 1875.) — Neumayr, *Ueber den geologischen Bau der Inseln Cos*. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien [Math.-Naturw. Kl.], Bd XL, 1880.)

(4) Hyatt, *The genesis of the tertiary species of* Planorbis *at Steinheim*. (Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 1880, p. 14 [croissance régulière de la spiralité].) — Hickling, *Variation of* Planorbis multiformis. (Mem. and Proc. Manchester Lit and Philos. Soc., vol. LVII, part. III, 1913, p. 17.)

d) Variation orientée dans une direction déterminée, chez divers Pleurotomariidae : α. pour la bande fissurale; β. pour la sculpture (1).

e) Orientation vers le développement d'épines sur la coquille de *Melania* fossiles (2).

f) Orientation dans le développement des sculptures des Ammonites (3).

Mais si beaucoup de variations *continues* présentent une orientation déterminée, il en est autrement pour les variations discontinues ou brusques, qui, pour un même organe, peuvent se produire dans des directions différentes et même opposées.

4. — Les variations au point de vue de leur époque d'apparition.

On a vu plus haut (p. 364) que la division fondée sur l'opposition entre les variations congénitales et non congénitales (ou acquises) est peu applicable en général. Malgré cela, il est néanmoins intéressant de savoir, pour telle variation déterminée, constatée chez un adulte, si elle y existe dès avant la naissance.

Son apparition précoce est en effet importante, car elle peut dans ce cas réagir et influer longuement sur tout l'organisme, et étant plus profondément empreinte dans l'organisation, augmenter ses chances de fixation.

L'étude de l'embryologie a permis de reconnaître déjà à la

---

(1) Bürckhardt, *Systematik und Phylogenie der Pleurotomariiden.* (Neu. Jahrb. f. Miner., 1897, pp. 209 et 210.)

(2) Grabau, *On orthogenetic Variation in Gastropoda.* (Amer. Natur., vol. XLI, 1907.)

(3) Würtemberger, *Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten* (Darwinistische Schriften, n° 5). Leipzig, 1880; fide Linden, *loc. cit.*, p. 313.

naissance (variation somatogénique) ou même avant (variation embryogénique), l'existence de variations observées chez l'adulte; elle rend ainsi vraisemblable que d'autres encore, parmi ces dernières, peuvent être dans le même cas.

Cependant, si l'on compare entre elles : 1° les variations constatées chez l'adulte (Ire partie, pp. 22 à 289), et 2° celles que l'on a rencontrées dans le développement (Ire partie, pp. 289 à 359), on doit reconnaître, d'une part, que parmi les premières, il n'en est qu'un très petit nombre dont la congénitalité soit certaine, c'est-à-dire un très petit nombre dont l'existence ait été observée parfois dès la naissance, et d'autre part, que parmi les secondes, il n'en est qu'un petit nombre aussi qui aient été conservées chez l'adulte.

Comme exemples de variations rencontrées chez l'adulte, et observées aussi à l'état congénital, — dans certaines espèces du moins, — on ne peut guère citer que les cas suivants, rapportés dans la première partie (II, Variations dans le développement) :

a) Yeux céphaliques multiples : 3 chez *Buccinum undatum, Purpura lapillus, Limnaea auricularia, L. palustris, Physa fontinalis, Hermaea dendritica*; 4 chez *Purpura lapillus* et *Littorina rudis* (1).

b) Troisième tentacule : *Physa fontinalis* et d'autres Gastropodes (2).

c) Absence d'œil d'un côté : *Physa fontinalis* (p. 28).

---

(1) Et encore, la présence d'un œil supplémentaire chez un Gastropode adulte n'est-elle pas toujours une variation congénitale; car elle peut être due à une variation acquise discontinue, consécutive à une régénération : cela a été reconnu au moins dans *Succinea putris* (Rieper, *Ann. Soc. Zool. et Malac. Belg.*, t. XLVII, 1913, p. 173, pl. I, fig. 13), et dans *Helix arbustorum* (Techow, *Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden* [Arch. Entwickl.-Mech., Bd XXXI, 1911, p. 383, pl. XVIII, fig. 45]).

(2) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 143.)

d) Inversion : individu sénestre de *Paludina vivipara*; ponte sénestre de *Pterotrachaea mutica;* individu dextre de *Physa acuta* (p. 303).

e) Individus doubles ou bicéphales (pp. 106, 308 et 336).

f) Enroulement irrégulier : individus de *Littorina rudis* (p. 343).

Et si l'on voulait augmenter cette liste, on serait obligé d'énumérer des variations qui paraissent logiquement *devoir* être congénitales, sans qu'on ait pu cependant les observer effectivement dès leur origine ; par exemple :

Tous les cas de sinistrorsité, qui est probablement la variation dont l'apparition est la plus précoce, puisqu'elle peut se reconnaître dès les premières segmentations;

Coquilles scalariformes dès le sommet ;

Coquille de *Haliotis gigantea* avec deux rangs de perforations dès le sommet ;

Coquille anormale dès le sommet, par les côtes (doubles) ou par les sillons (supplémentaires) dans *Pecten irradians* [1] ;

Coquille de *Tapes decussatus* à valves asymétriques depuis la portion embryonnaire (p. 53).

Absence d'un œil : *Odostomia rissoides*, *Limnaea auricularia*, *Physa fontinalis*, *Helix pomatia* (p. 281) ; absence de tentacules postérieurs (Éolidien, fig. 82), parce que dans ces divers cas il y avait absence de tout processus régénérateur, qui suit toujours une mutilation ou traumatisme.

De sorte que jusqu'ici on doit conclure au nombre peu considérable de variations *réellement* congénitales, rencontrées dans les Mollusques adultes.

Au contraire, on pourrait indiquer d'assez nombreuses varia-

---

(1) Davenport, *On the Variation of the Shell of* Pecten irradians *Lamarck from Long Island*. (Amer. Natur., vol. XXXIV, 1900, p. 187 [« all these abnormalities may be regarded as congenital »].)

tions observées chez l'adulte, dont on peut affirmer qu'elles ne sont pas congénitales, ou ne peuvent l'être, si même elles sont héritables :

a) Coquilles scalariformes de Gastropodes, à premier tour ou sommet normal.

b) Coquilles carénées, à premiers tours normaux : *Neothauma tanganyicense*, *Paludina margeriana*, *Nassa reticulata* (p. 45).

c) Coquille à bord redoublé (p. 65), sinueux, etc. (Lamellibranches et Gastropodes).

d) Coquilles « décollées », ou ayant perdu les premières portions de leur spire (Gastropodes, p. 38).

e) Nombre plus ou moins différent de la normale dans les digitations palléales de *Physa fontinalis* (p. 75).

f) Anomalie de nombre des sillons ou côtes de *Pecten opercularis* [1].

g) Diverses sortes de variations dues manifestement à des régénérations survenues chez l'adulte ou du moins bien après la naissance :

1. Au pied (*Physa*, *Nassa*, etc., pp. 121 et 122).

2. Aux tentacules, soudés (*Helix*, etc., p. 117), bifides (*Purpura*, *Nassa*, etc., p. 111) ou supplémentaires (*Patella*, p. 111).

h) Variations dans la généralité des caractères qui donnent à une forme animale son aspect « spécifique » en la distinguant des autres organismes plus ou moins voisins. Ces caractères « spécifiques » n'apparaissent en effet qu'après la naissance et ne se manifestent à nous que vers la fin du développement indi-

---

(1) Davenport, *Comparison of* Pecten opercularis *from three localities of the British Isles*. (Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., vol. XXXIX, 1903, p. 138.)

viduel, souvent même à l'état adulte seulement [1] ; et ces caractères, quoique héréditaires, ne sont donc pas congénitaux ; et n'étant pas congénitaux, leurs variations non plus ne peuvent pas être congénitales. Il en est ainsi, par exemple, des diverses variations suivantes, citées dans la première partie :

Variation dans la forme de la coquille conique de *Patella* (p. 27), où la coquille larvaire est spiralée ;

Variation dans les saillies de l'ouverture de la coquille de *Pterocera* (p. 16) ;

Variation de la forme de la coquille de *Argonauta* femelle (p. 68) ;

Variation dans les spicules des Pleurobranches et des Nudibranches (p. 100) ;

Variations des appendices dorsaux et céphaliques des Nudibranches (pp. 95 et 112) ;

Variation dans le nombre des renflements de l'appendice caudal des *Firoloides* et *Pterotrachaea* (p. 123) ;

Variation dans le nombre des tentacules épipodiaux des *Trochus* (p. 128) [2] ;

Variation dans les « branchies » palléales des Patellidae (p. 206), de *Planorbis corneus* (p. 210) (où elle ne prend son entier développement qu'après l'éclosion), dans la branchie des Lamellibranches non incubateurs (p. 212) ;

Variation dans les yeux palléaux des *Pecten* (p. 282), des Chitonidae (p. 272) ; dans les yeux céphaliques des Nudibranches (p. 279), sauf des Tergipedinae ; et il en serait encore de même

---

[1] De là vient la grande ressemblance entre espèces voisines, à la naissance et même dans le jeune âge, sur laquelle il est insisté dans la septième partie, à propos des variations les plus importantes dans l'évolution, avec exemples tirés des divers groupes.

[2] Même chez les espèces qui déposent des pontes agglomérées, il n'y a, à l'éclosion, que la première paire d'appendices qui soit apparue, par exemple dans *T. striatus* (Robert, *Recherches sur le développement des Troques* [Arch. Zool. expér., 3e série, t. X, 1903, p. 23]).

pour bien d'autres variations qui pourraient se rencontrer dans divers appareils tels que :

Les coquilles coniques de *Fissurella*, *Carinaria*, etc.;

La coquille tubulaire de *Dentalium*;

Le trou dans la coquille de *Anomia*;

La « coquille » sous-épithéliale de *Cymbulia*;

Les nageoires pédieuses des Opisthobranches (*Aplysia*, etc.);

La nageoire métapodiale de *Carinaria*;

Les siphons des *Teredo*, etc.;

Le bourrelet de l'ouverture de la coquille (nombreux Gastropodes) ;

Les saillies de l'ouverture de la coquille : *Rostellaria*;

Les rangées d'épines : nombreux Lamellibranches et Gastropodes.

i) Variations des caractères sexuels et des organes génitaux en général :

Variations dans l'hectocotyle des Céphalopodes (p. 140), dans le pénis des Gastropodes (p. 226), les cavités incubatrices branchiales des Lamellibranches (p. 241), etc.

Quant aux diverses variations présentes avant la naissance, on doit noter à leur sujet les particularités suivantes :

1° Au point de vue de l'intensité, beaucoup de variations de caractère *discontinu* sont en même temps congénitales :

a) Œil céphalique supplémentaire dans les Gastropodes : *Purpura*, *Buccinum*, etc. (fig. 258).

b) Pied double : *Limnaea* (fig. 242).

c) Endoderme herniaire : *Limnaea* (fig. 238 et 239).

d) Coquille droite : *Purpura*, *Paludina*, *Littorina*, *Limnaea*, *Physa*, etc. (fig. 246 à 257).

e) Albinisme organique (absence de pigment sur l'animal).

f) Coquille déroulée ou irrégulièrement enroulée (*Littorina rudis* (fig. 265 et 266).

g) Inversion (sinistrorsité individuelle).

h) Coquille globuleuse : *Limnaea stagnalis* (fig. 234), *Physa fontinalis* (fig. 235), etc.

i) Anomalies des côtes rayonnantes de *Pecten irradians* (p. 396).

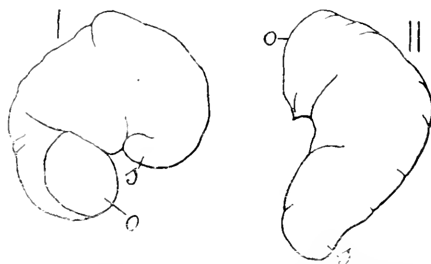


Fig. 265. — *Littorina rudis,* deux coquilles d'embryons pris dans un oviducte parasité par *Protophrya ovicola*. *o*, ouverture; *s*, sommet. — D'après Cépède.

j) Branchie en dehors de la cavité palléale : *Purpura lapillus*, *Fasciolaria tulipa* (p. 347, fig. 240).

2° Au point de vue de la fréquence, la plupart de ces variations — surtout les discontinues congénitales — sont *isolées;* les seuls exemples de variations non isolées, observées avant la naissance, sont :

A. Générales, dans *toute* une ponte :

a) Inversion, chez *Pterotrachaea mutica* (p. 303).

b) Présence de pigment vert dans le pied de *Elysia viridis* (p. 349).

c) Segmentation plus avancée dans la moitié gauche de l'œuf, chez *Loligo pealei* [1].

---

[1] Watase, *Studies on Cephalopods*. I. *Cleavage of the Ovum*. (Journ. of Morphol., vol. IV, 1891, p. 291.)

d) « Inversion » dans le commencement de la segmentation (côté où apparaît la grosse sphère endodermique), dans *Unio* (p. 303).

B. Fréquente, dans une partie des œufs d'une ponte :

a) Inversion dans *Limnaea stagnalis, L. peregra* (Ve partie, I, 2).

b) Endoderme herniaire chez *Limnaea stagnalis* (p. 345).

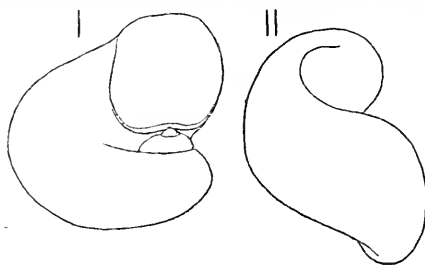


FIG. 266. — *Littorina rudis,* coquilles très jeunes (de 3 millimètres de hauteur), à enroulement irrégulier, trouvées mortes. — D'après Sykes.

3° Au point de vue de leur sort ultérieur, beaucoup de variations qui apparaissent avant la naissance, ne sont pas conservées ; ou bien :

a) Elles éclosent, mais ne sont pas viables : *Limnaea stagnalis* à endoderme herniaire (p. 345); formes à coquille non enroulée ni tordue (*Purpura, Littorina, Limnaea, Physa,* etc.) (p. 354); *Purpura* et *Fasciolaria* à branchie extérieure (p. 346, fig. 240), monstres doubles (p. 310).

b) Elles sont peu viables ou beaucoup moins viables que la forme normale : *Littorina rudis,* à coquille irrégulièrement enroulée ou déroulée (p. 400, fig. 265, et p. 401, fig. 266) [1]; *Melantho* sénestres [2].

---

(1) SYKES, *On some Monstrosities of* Littorina rudis *Maton*. (PROC. DORSET NAT. HIST. AND ANTIQ. FIELD CLUB, vol. XIII, 1891, p. 193 : « No large or full grown examples have been found; the result of a deviation from the normal form seems to have been fatal to the molluscs at a *very early* period of their existence ».)

(2) CALL, *Reversed Melanthones*. (AMER. NATUR., vol. XIV, 1880, p. 207.)

c) Elles présentent même un arrêt de développement avant l'éclosion : *Limnaea stagnalis* à pied double (p. 349), *L. stagnalis* à pied géant (p. 349), etc.

d) Elles peuvent être, si elles n'altèrent pas sensiblement la forme extérieure du corps, atténuées ou régularisées ultérieurement, soit :

Avant l'éclosion : 5e rangée incomplète de « test-cells » chez *Yoldia limatula* (p. 368), asymétrie de segmentation dans *Loligo, Unio* et divers autres (p. 307).

Après l'éclosion : pied hypertrophié de *Limnaea stagnalis* (p. 349, fig. 241), tête asymétrique de *Planorbis corneus* (p. 358, fig. 261), coquilles de *Clausilia laminata* plus ou moins renflées ([1]), *Helix pomatia* éclos avec la forme planorboïde, par suite de compression de l'œuf pendant le développement, et reprenant leur forme normale par la croissance après l'éclosion ([2]), coquilles courtes de *Limnaea stagnalis* (fig. 267, p. 421), etc.

e) Enfin ce n'est que pour un très petit nombre d'entre elles qu'elles peuvent être conservées sans changement : inversion et œil supplémentaire, par exemple; tandis que, en général, un individu affecté de variation brusque congénitale ne peut guère se conserver que si l'expérimentateur arrive à le placer dans des conditions artificielles qui permettraient l'évolution jusqu'à un âge plus avancé. De sorte qu'il n'en est pas beaucoup dont la variation brusque ou discontinue puisse éventuellement devenir héréditaire.

([1]) Weldon, *Study of natural Selection in* Clausilia laminata. (Biometrika, vol. I, 1901.)

([2]) Künkel, *Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken.* (Zool. Anz., Bd XXVI, 1903, p. 662.)

5. — Concordance générale des variations continues, fréquentes, orientées et postérieures à la naissance, d'une part, et des variations d'apparence discontinue, isolées, non orientées et antérieures à la naissance, d'autre part.

1° *a*) On a vu plus haut (p. 372) que les variations discontinues sont presque toujours isolées.

b) De même, on a pu reconnaître que ces variations discontinues-isolées sont le plus souvent des variations « congénitales » (p. 399).

c) Enfin ces variations apparaissent dans des directions très diverses, sans aucune espèce de prédominance ; elles sont donc manifestement dépourvues d'orientation (p. 394) ; elles ne sont pas adaptatives.

2° *a*) Par contre, il a été constaté en même temps, que les variations continues sont fréquentes (p. 373).

b) Ces variations continues-fréquentes sont, dans la règle, des variations orientées (p. 385).

c) Enfin, le plus souvent, ces variations continues-fréquentes n'apparaissent qu'après la naissance (p. 399) ; elles sont généralement adaptatives.

3° De sorte que, à proprement parler, il n'y a que deux grandes classes de variations : les variations continues-fréquentes, orientées, postnatales et adaptatives, d'une part, et les variations discontinues, isolées, non orientées, prénatales et non adaptatives, d'autre part.

II. — Résumé.

I. — La plupart des modes de divisions proposés pour classer les variations, même les plus excellents en principe, sont impossibles à utiliser pratiquement pour la généralité des formes animales : notamment parce que beaucoup de celles-ci ne sont pas observables durant leur vie entière (p. 364). On doit donc retenir seulement les classifications applicables à toutes les espèces, dès qu'on dispose d'un nombre suffisant d'individus : telles sont les classifications basées sur leur intensité, sur leur fréquence, sur leur orientation.

II. — Au point de vue de l'intensité, les variations peuvent être d'apparence brusque ou discontinue, c'est-à-dire de forte amplitude, ou bien continues, c'est-à-dire d'intensité progressive (p. 366).

III. — Au point de vue de la fréquence, une variation, au sein d'une même espèce, peut se produire par cas isolé (sur un petit nombre d'individus), ou bien se rencontrer fréquemment (sur de très nombreux individus) : ce qui constitue respectivement une variation isolée (rare ou singulière) et une variation fréquente (appelée encore générale ou plurale) (p. 369).

IV. — Le plus souvent, une variation d'apparence discontinue est isolée; tandis que les variations qui se montrent sur de nombreux spécimens (fréquentes) sont des variations continues (p. 372).

V. — Pour chaque caractère chez l'adulte, et conséquemment pour chaque espèce, le nombre absolu des variations d'apparence discontinue est beaucoup moindre que celui des variations continues; c'est-à-dire que les faibles écarts sont beaucoup plus nombreux que les forts (p. 373).

VI. — Les variations ne se manifestent pas indifféremment dans toutes les directions : elles sont ordinairement orientées ou de sens déterminé prédominant (p. 381) ; c'est le cas notamment pour un très grand nombre de variations continues.

VII. — Pendant le développement embryonnaire, il apparait des variations comme à l'état adulte; celles de ces variations surgies avant la naissance sont très souvent plus amples que les variations acquises chez l'adulte; la plupart sont même d'apparence brusque ou discontinue (p. 399).

VIII. — Mais il n'y a qu'un petit nombre de variations constituées avant la naissance (congénitales) qui soient conservées à l'état adulte et qui puissent se perpétuer (p. 395); elles sont ou bien éliminées auparavant, étant non viables, ou bien, par l'action de la sélection (empêchant ou retardant leur fixation), elles sont atténuées (p. 402). Par contre, beaucoup de caractères, et leurs variations héréditaires, apparaissant tardivement, ne sont donc pas congénitaux.

IX. — Il y a ainsi une concordance très générale entre les variations fréquentes, variations acquises, variations continues et variations orientées, d'une part, et variations isolées, variations congénitales, variations discontinues et variations non orientées, d'autre part, de sorte qu'on peut se borner à considérer deux grandes sortes de variations seulement (p. 403).

TROISIÈME PARTIE

Variabilité relative des organes, individus et espèces.

Il est incontestable qu'il y a plus de variabilité là où l'on reconnaît de multiples formes de variation, plutôt que là où on trouve le plus grand nombre d'individus variés, mais variés d'une seule façon ou d'un petit nombre de façons. La variabilité ne dépend pas non plus de l'amplitude de la variation ou des variations observées dans un organe, un individu ou une espèce.

Il faut donc entendre par variabilité, non pas le nombre plus ou moins grand de cas individuels différant de la normale, mais la multiplicité (ou densité numérique) plus ou moins grande de « formes variantes » ou de diverses sortes de variations constatées.

Ce n'est pas par pur dilettantisme que ce chapitre de la variabilité relative est entrepris. Dans l'étude des phénomènes de variation, il ne faut pas choisir son sujet au hasard ; il est utile de connaître si éventuellement il y a des espèces, des groupes locaux d'individus et certains organes plus variables que d'autres. Car ceux-là seront évidemment plus favorables à une étude fructueuse de la variation, ou du moins se prêteront mieux à certaines observations et expériences préparées à ce sujet. Tel est le but pour lequel il a été essayé ici de rechercher s'il y a des caractères, des individus et des espèces plus variables que d'autres.

I. — Organes offrant le plus de variabilité.

Divers caractères présentent plus de sortes de variations que d'autres, tels sont les tentacules des Gastropodes, les vésicules multifides des Pulmonés et d'autres portions de leurs organes génitaux. A cette diversité de variation que montrent plusieurs appareils organiques, il peut y avoir des causes multiples; parmi celles-ci, les deux principales sont les suivantes : 1° la position de l'organe; 2° son âge *phylogénétique,* — c'est-à-dire respectivement le fait que l'organe est intérieur ou extérieur et le fait qu'il est archaïque ou de constitution récente (cénogénétique).

1. — Organes extérieurs et organes intérieurs.

Il faut naturellement tenir compte du fait que les Mollusques ont été plus souvent examinés quant à leurs conformation et aspect extérieurs qu'anatomisés dans leur organisation intérieure. Cependant, chez les formes transparentes, comme certains Opisthobranches pélagiques, comme les Hétéropodes, etc., il n'a pas été observé que les organes intérieurs fussent aussi variables que les extérieurs; et, d'autre part, dans toutes les formes qui ont été également étudiées à ces deux points de vue, il a été reconnu que bien des caractères extérieurs offrent manifestement plus de variabilité (en même temps que des cas plus nombreux de variations) que les caractères intérieurs. En voici d'ailleurs des exemples :

a) Organes des sens superficiels plus variables que les organes sensoriels profonds :

α. Nombre des yeux céphaliques des Gastropodes (p. 274) et :

β. Nombre des feuillets rhinophoriques (p. 287), — plus variables que le nombre des otolithes des otocystes (organes profonds) des mêmes Gastropodes (p. 284).

γ. Nombre des yeux du bord palléal extérieur des Lamellibranches, très variable; yeux branchiaux, à l'intérieur de la cavité palléale des mêmes Mollusques, toujours au nombre d'une paire unique, un des deux yeux ayant une seule fois été observé double dans un individu de *Mytilus magellanicus* (p. 284).

b) Les branchies extérieures des Chitonides, des Nudibranches, de *Pterotrachaea* (pp. 201, 205 et 207), plus variables que les branchies internes des Streptoneures, des Lamellibranches et des Céphalopodes.

c) La coquille externe, le manteau, le pied et ses appendices (*Physa, Trochus, Nassa*, etc., pp. 25, 71 et 121), l'opercule, plus variables que la coquille interne, le tube digestif, le cœur, les reins.

d) Les pièces chitineuses évaginables du tube digestif (radula, mandibules, sacs à crochets, pp. 157, 158 et 161), plus variables dans leur forme que les pièces solides stomacales.

e) Pour un même appareil ou système d'organes (nerveux ou circulatoire), la variation est beaucoup plus fréquente dans les portions périphériques (ou plus extérieures) que dans les portions centrales (centres nerveux, cœur).

f) Rein larvaire nuchal extérieur (*Purpura, Fasciolaria*, etc.) plus variable que le rein intérieur des mêmes formes embryonnaires ou adultes (p. 358), etc.

On a déjà interprété ce phénomène comme consistant dans la variabilité plus grande des organes les plus « en vue » ou distinctifs [1]; mais ces organes « en vue » sont évidemment des

---

(1) BREWSTER, *Variation and Sexual Selection in Man*. (PROC. BOSTON SOC. NAT. HIST., vol. XXIX, 1899 [« conspicuous »].) — DIMON, *Quantitative Study of the Effect of environment upon the Forms of* Nassa obsoleta *and* Nassa trivittata *from Cold Spring Harbor, Long Island*. (BIOMETRIKA, vol. II, 1902, p. 32 [« most distinctive » : suture de la coquille de *Nassa obsoleta*].)

organes extérieurs et le fait s'explique par l'action plus directe, sur ces derniers, des facteurs du monde extérieur, comme cela a déjà été reconnu pour les variations chez les Chitons (¹) par exemple.

Le mot « extérieur » n'est même pas absolument significatif; mieux vaudrait dire : « les organes les plus directement exposés à l'influence de l'action du milieu »; ainsi, en effet :

g) Dans les *Pecten*, la variabilité est plus grande pour la valve supérieure (gauche) que pour la valve droite (fixée), aussi externe (²).

h) Le manteau est plus variable que la face inférieure du pied, cependant aussi externe; dans le développement, c'est bien plus souvent par le manteau que par le pied que deux embryons se soudent et sont ainsi modifiés : *Philine, Dendronotus, Nassa, Limnaea, Physa* (p. 330).

On remarquera que si des organes très variables ne sont pas à proprement parler des appareils *extérieurs* (partie antérieure du tube digestif, avec mandibule, sacs à crochets, radule, etc.), partie terminale des conduits génitaux (notamment dans les Pulmonés), ils sont alors soit encore actuellement plus ou moins dévaginables, soit toujours d'origine ectodermique; et la grande variabilité de ces appareils ectodermiques se comprendra par la longue hérédité de l'ectoderme, feuillet extérieur des ancêtres phylogénétiques.

Le milieu n'est peut-être pas seul en cause cependant; des individus à variations un peu importantes dans les portions *centrales* des systèmes nerveux ou circulatoire seraient peu viables

---

(¹) PLATE, *loc. cit.*, teil C, 1901, pp. 536 et 537 : « Die Faktoren der Aeussenwelt müssen in ersteren Linie auf die äusseren Organe werken », etc.

(²) DAVENPORT, *On the variation of the Shell of* Pecten irradians *Lamarck from Long Island.* (AMER. NATUR., vol. XXXIV, 1900, p. 869.)

et ne parviendraient pas à l'état adulte, contrairement à certains autres présentant des variations plus ou moins amples dans les portions périphériques des mêmes systèmes.

Tout ce qui précède trouve d'ailleurs une confirmation expérimentale d'ordre phylogénétique dans le fait que la convergence, lorsqu'elle se manifeste, porte sur l'organisation *externe*, sans altérer l'organisation intérieure; exemple : *Patella* (Streptoneure) et *Siphonaria* (Pulmoné), etc.

2. — Organes archaïques et organes d'origine récente

1° On a déjà fait remarquer que les organes rudimentaires sont plus variables que d'autres (1) ; mais les organes rudimentaires constituent des caractères *plus récents* que les organes correspondants normaux d'une espèce voisine. Cette variabilité plus grande des organes rudimentaires est confirmée par maints exemples pris chez les Mollusques :

a) La coquille rudimentaire (nombre et taille des granulations calcaires) des *Arion* et des Janellidae (p. 92).

b) La coquille rudimentaire de *Cirroteuthis mülleri*, qui peut être plus ou moins large et avoir les deux saillies postérieures plus ou moins allongées (2), ainsi que les bâtonnets chitineux correspondants de divers Octopodidae (3).

---

(1) Darwin, *Origine des espèces*, traduction Royer, p. 548. (« Les organes rudimentaires, chez les individus de la même espèce, sont très sujets à varier dans leur degré de développement ou sous d'autres rapports ».) — Semper, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*, Bd II, p. 257.

(2) Comparer les figures de Reinhardt og Prosch, *Om* Sciadephorus Mülleri (Vidensk. Selsk. Afhandl. Copenhague, vol. XII, 1846, pl. III, fig. 1); et de Appellöf, *Ueber das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden*. (Bergens Mus. Aarbog, 1898, n° XII, pl. I, fig. 6.)

(3) Appellöf, *loc. cit.*, p. 7, pl. I, fig. 1 et 5; et Jatta, fide Appellöf.

c) Plis columellaires rudimentaires de la coquille des jeunes *Cerion (Strophia) glans*, en nombre variable (¹).

d) Opercule rudimentaire — en partie engagé dans les téguments — des *Navicella* (p. 130).

e) Branchie rudimentaire de *Firoloides kowalevskii*, pouvant être, chez la femelle, peu distincte ou nulle (p. 207).

f) Tube digestif rudimentaire de *Mucronalia variabilis* (plus ou moins long) (p. 154).

g) Cavité byssogène rudimentaire des *Cyclas*, différemment développée ou réduite chez les jeunes de *C. rivicola* (²), différemment située dans les *C. sulcata* adultes : plus ou moins éloignés des ganglions pédieux (p. 135) ; cavité byssogène présente ou absente dans les Najades : *Unio pictorum* et *Anodonta anatina* (p. 135), plus ou moins étendue et à cellules plus ou moins distendues dans *Nucula proxima* (p. 135).

h) Rein gauche rudimentaire des Aspidobranches, de conformation variable, simple, plissé ou ramifié, la variabilité s'étendant même à son entonnoir péricardique (*Fissurella costaria*, *Puncturella (Cemoria) noachina*) (p. 218).

i) Poumon rudimentaire de *Oncidiella patelloides* : sac ramifié de configuration variable suivant les individus (p. 212).

j) Œil rudimentaire de *Bythiospeum pellucidum* (*Bythinella* — ou *Vitrella* — *quenstedti*), où il n'y a plus, à la place de l'œil, que *parfois* un corps vésiculeux (corps réfringent rudimentaire) (³).

(¹) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln.* (Arch. f. Rassen- und Gesellsch.-Biol., Bd IV, 1907, p. 439.)

(²) Carrière, *Die Drüse im Fusse der Lamellibranchiaten.* (Arb. Zool.-Zoot. Institut Würzburg, Bd V, 1879, p. 20.)

(³) Wiedersheim, *Beiträge zur Kenntniss der Württembergische Höhlenfauna.* (Verhandl. Physik.-Medic. Gesellsch. Würzburg, N. F., Bd IV, 1873, p. 220.)

k) Velum rudimentaire des Gastropodes sans larve libre : Pulmonés, *Littorina rudis*, etc.

l) Cavité œsophagienne rudimentaire de *Leda commutata* (p. 181).

m) « Lobe dorsal » cérébral de *Limnaea stagnalis* (p. 246).

n) Tube cérébral des *Limax* et *Helix*, etc., disparaissant seulement après la naissance (p. 354), etc.

2° Mais le cas des organes rudimentaires rentre dans le cas plus général des organes récents, comme on vient de le voir; et ces derniers ne sont d'ailleurs que la réciproque (organes apparaissant) des organes en voie de rudimentation (ou disparaissant). Et l'expérience montre que ces organes d'apparition récente (moins longtemps fixés par l'hérédité et apparaissant d'habitude plus tardivement dans le développement embryonnaire) sont très variables; en effet :

a) La commissure viscérale, manquant encore aux Amphineures, est très variable dans les Gastropodes, Lamellibranches et Céphalopodes, contrairement aux parties cérébrale et pédieuse de leur système nerveux, plus archaïques et plus évoluées (p. 272).

b) Les paires postérieures de communication auriculo-ventriculaires dans les Chitonidae, sont variables en nombre, en position et parfois asymétriques, tandis que la paire antérieure (seule présente chez les espèces archaïques) ne varie pas (p. 184).

c) Les organes génitaux (surtout accessoires) des Gastropodes euthyneures (hermaphrodites) varient infiniment plus que les appareils unisexués des autres Mollusques; l'hermaphroditisme est une disposition secondaire (complication) : le conduit mâle, notamment, qui manque à tous les Mollusques archaïques (et

spécialement sa portion distale indépendante), est une néoformation ([1]).

d) Tubercules palléaux extérieurs des Mollusques à manteau rabattu sur la coquille : *Cypraea, Scintilla,* etc.

e) Spicules palléaux de Gastropodes nus : *Pleurobranchus, Hedyle,* etc. (p. 99).

f) Yeux dorsaux (palléaux) de *Oncidium* (Pulmoné nu) (p. 282).

g) Orifices réno-péricardiques multiples de *Elysia* (p. 219).

h) Balancier de *Cuvierina* (p. 126).

i) Sacs à crochets des Gymnosomes (p. 157).

j) « Branchies » palléales des Patelliens (p. 206).

k) Branchies multiples (secondaires) des Chitonidae et branchies palléales (non cténidiales) des Nudibranches doridiens (p. 207).

l) Radules à petit nombre de dents (réduction secondaire), par exemple dans les Streptoneures : Buccinidae; dans les Euthyneures : Éolidiens (pp. 164 et 170).

m) Armatures chitineuses de l'intestin moyen, spéciales aux Opisthobranches, manquant aux Gastropodes archaïques et à toutes les autres classes de Mollusques; variation de leur nombre de pièces dans les Tectibranches (Aplysiens) et Nudibranches (Tritoniens) (p. 176).

n) Plexus nerveux (stomato-gastrique) engendrés par la constitution de l'important appareil masticatoire ci-dessus (p. 261).

([1]) Brock, *Die Entwicklung des Geschlechtsapparat der Stylommatophoren Pulmonaten.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd XLIV, 1886, p. 368.) — Pelseneer, *L'hermaphroditisme chez les Mollusques.* (Arch. de Biol., t. XIV, 1895, p. 52.)

o) Conduits et orifices afférents, là où le ctenidium (branchie) archaïque est perdu et où s'est établi secondairement une respiration palléale : *Patella, Ancylus, Eolis, Elysia,* etc. (p. 190) (1).

3. — Organes nombreux ou métamériques.

On a cru aussi que les organes nombreux sont les plus variables (2). Les variations méristiques des appareils métamériques paraissent très nombreuses. Toutefois ces organes multiples ne sont pas relativement plus variables que les autres ; il ne s'agit pas à leur propos d'une diversité plus grande dans la variation, mais simplement d'un plus grand nombre de cas de variation. L'organe composé de *x* appareils a naturellement *x* fois plus de chances de présenter une variation qu'un organe d'un seul appareil ; il n'en est pas proportionnellement plus variable pour cela.

Des exemples tirés des Mollusques peuvent même montrer

---

(1) Cette manière de voir a déjà été exprimée pour des Mollusques et pour d'autres groupes, et l'on a même vu dans cette grande variabilité un moyen de reconnaître qu'un organe ou un organisme est de constitution récente : MONTGOMERY, *The Derivation of Freshwater and Land Nemerteans.* (JOURN. OF MORPHOL., vol. XI, 1895, p. 483 : « The amount of variability above or below a given mean will stand in inverse ratio to the *length of time* in which the development (progressive or regressive) has acten upon the given organ ».) — COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* (LOC. CIT., pp. 170 et 185 : « La fixité d'un caractère semble être simplement proportionnelle à l'*ancienneté* de ce caractère, ancienneté mesurée non par le temps, mais par le nombre de générations pendant lesquelles il s'est transmis sans modifications ».) — PLATE, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen,* teil C. (LOC. CIT., 1901, p. 540 : « Die Variabilität in der Zahl der Herzostien bei *Chiton goodalli* ist z. B. ein Zeichen, dass die 3. Herzstufe erst *vor Kurzem* erworben wurde ».) — RACOVITZA, *Biospeleologica.* (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 4e série t. VI, 1907, p. 451 : « Plus un organe est important dans l'économie de l'organisme, plus *longue* est la lignée d'ancêtres qui l'ont transmis, et plus la résistance qu'il oppose aux influences du milieu est grande, plus, par conséquent, son adaptation sera lente ».)

(2) I. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, *Histoire générale et particulière des anomalies,* t. III, 1837, pp. 4 à 6.

que des appareils moins nombreux peuvent être absolument plus variables que des appareils plus nombreux :

a) Les tentacules épipodiaux des Trochidae, au nombre de 6 ou 8, offrent moins de cas de variation que les yeux céphaliques, au nombre de 2 (p. 126).

b) Les digitations palléales de *Physa fontinalis* sont plus nombreuses à droite qu'à gauche; néanmoins la furcation de ces digitations est plus fréquente à gauche (p. 75).

II. — Individus offrant le plus de variabilité.

L'expérience montre que la variabilité peut être inégale entre des individus ou des groupes d'individus dans une même espèce. Ainsi, à propos des Pulmonés, il a été reconnu que « la variabilité d'un caractère est non seulement variable d'un genre à l'autre ou d'une espèce à une autre, mais encore elle est variable, dans la même espèce, d'une colonie à une autre colonie [1] ».

La question se confond donc ici avec la question des régions de plus grande variabilité. C'est là, en effet, une des principales causes qui font que, dans une espèce, certains individus sont plus variables (l'autre étant l'âge; voir plus loin, 2). Cette cause n'est autre que la non-adaptation, c'est-à-dire le changement ou la variation dans les conditions d'existence.

1. — Suivant la non-adaptation.

Une même espèce n'est pas toujours également variable en tous les points de son habitat; elle varie le plus dans les régions où les conditions d'existence sont le plus variées. Là où les conditions sont uniformes, l'adaptation de tous les individus est plus parfaite; là au contraire où les conditions sont très variées, l'espèce ne peut être uniformément adaptée et beaucoup d'individus se

---

(1) Coutagne, *Recherches sur le Polymorphisme des Mollusques de France*. (Loc. cit., p. 159.)

trouvent même non adaptés à certaines conditions du milieu considéré; et moins bien adaptés, ils deviennent plus variables.

Il en est ainsi, parmi les formes marines, pour les individus de la région littorale, plus variés que ceux de la profondeur; et parmi les formes terrestres, pour les individus des massifs montagneux, des archipels, etc. (1).

Outre ces remarques générales, on peut citer encore maints exemples particuliers :

Helix pyramidata, très peu variable en France, est en Sicile et en Tunisie un véritable protée : stries de la coquille tantôt énormes, tantôt effacées; ombilic tantôt large, tantôt étroit, etc. (2);

Pyramidula alternata, plus variable à l'ouest de la Jamaïque qu'à l'est, où les conditions climatériques sont plus uniformes (3);

Polygyra albolabris, plus variable dans la région du Michigan qu'à Cincinnati, conséquence d'une plus grande diversité dans les conditions d'environnement (4);

Nassa obsoleta, très variable dans Cold Spring Harbor, où les conditions de milieu sont très variées (5);

Pecten irradians, bien plus variable à San-Diego que sur la côte est des États-Unis, par suite de conditions actuelles d'existence très variées (6).

L'exactitude du principe ci-dessus se trouve démontrée notamment par l'exemple des espèces immigrées; l'attention a

---

(1) Coutagne, *loc. cit.*, p. 181 (« la grande variabilité des conditions de milieu »), et p. 183 (« une région à milieux très variés, et, dès lors, une région favorisant le polymorphisme des espèces » : Pulmonés terrestres).

(2) *Ibid.*, pp. 64 et 66.

(3) Baker, *Spire variation in* Pyramidula alternata. (Amer. Natur., vol. XXXVIII, 1904, p. 661.)

(4) Walker, *Variation of* Polygyra albolabris *in Michigan*. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. LXII, 1909, p. 40.)

(5) Dimon, *Quantitative study of the Effect of Environment upon the forms of* Nassa obsoleta, *etc.* (Loc. cit., p. 6.)

(6) Davenport, *A Comparison of some Pectens of the East and the West Coasts of the United States*. (Mark Anniversary Volume, 1903, p. 132 : « The greater variability of the individuals from San Diego is due to the more varied present environment... race of which the different individuals are easily modified by the diverse environments offered ».)

d'ailleurs déjà été attirée sur le rôle que la migration a pu jouer dans la variation des espèces ([1]). Le cas des espèces immigrées est, en effet, l'un de ceux où l'on constate le mieux cette variabilité plus grande ; ces formes varient davantage dans leur milieu *nouveau* (plus que dans l'ancien où elles étaient adaptées). En voici quelques exemples :

a) Les Pulmonés terrestres (et surtout *Helix lactea*) importés en Argentine, ont beaucoup varié, montrant notamment des variations monochromes ([2]).

b) *Helix sylvatica* du Jura, en s'étendant vers le Nord jusqu'à Carlsruhe, a varié en perdant la couleur jaune du type ([3]).

c) *Limnaea peregra* (ou « *limosa* ») et *Physa acuta*, non adaptés à l'eau saumâtre, y montraient une très grande variabilité dans l'étang d'Ossegor ([4]).

d) Espèces continentales introduites dans les îles plus ou moins voisines, volcaniques et montagneuses ; exemple : variabilité étonnante des Pulmonés de Madère, Galapagos, Sainte-Hélène ([5]).

([1]) Van den Broeck, *Renseignements fournis par la faune du Tertiaire supérieur en Belgique au sujet des rapports entre l'émigration et la filiation des espèces* (Bull. Soc. belge Géol. Pal. et Hydrol., t. VI, 1892, p. 94) ; et *L'émigration considérée comme facteur de l'évolution et de la filiation des espèces* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. XXXIII, 1898, p. xvii : « L'émigration... tend aussi, grâce aux conditions nouvelles et diverses qu'elle ne peut manquer de provoquer, à favoriser l'évolution et l'apparition de types nouveaux », et p. xix : « La variation du milieu provoquée par l'émigration doit être un facteur bien plus puissant sur l'évolution [par voie d'adaptation] que l'eût été le maintien de l'organisme dans ses conditions primitives et dans sa région d'origine »).

([2]) Strobel, *Alcune notize di malacologia argentina.* (Atti Soc. ital. Sci. nat., 1868, p. 46.)

([3]) Heynemann, *Ueber Veränderlichkeit der Molluskenschale.* (Ber. Senkenb. nat. Gesellsch. Francfort, 1870, p. 133.)

([4]) De Folin, *Faune lacustre de l'ancien lac d'Ossegor.* (Bull. Soc. Borda [Dax], 1879, pp. 42 et 44, pl. I et II.)

([5]) Dall, *Insular Landshell Faunas, especially as illustrated by the Data obtained by Dr. Baur in the Galapagos Islands* (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1896, p. 423.)

e) *Littorina littorea*, introduit d'Europe en Amérique, y a vu sa variabilité considérablement accrue ([1]).

f) *Helix nemoralis*, introduit en certains points des États-Unis, y a présenté, notamment à Lexington, depuis son introduction relativement récente, une extrême rapidité et une diversité très grande de variation : 125 « variétés », dont 67 nouvelles et inconnues en Europe ([2]).

g) *Urosalpinx cinereus*, de la côte est de l'Amérique du Nord, introduit accidentellement sur la côte californienne ou ouest, où les individus immigrés sont plus variables que les endémiques du rivage oriental ([3]).

([1]) BUMPUS, *The variations and mutations of the introduced* Littorina. (ZOOL. BULL. Boston, vol. I, 1898, p. 259.)

([2]) COCKERELL, *Nature*, vol. LI, p. 393. — HOWE, *Variation of the Shell of* Helix nemoralis *in the Lexington Colony*. (AMER. NATUR., vol. XXXII, 1898.) — BROOKE, *The Colony of* Helix nemoralis *at Lexington*. (NAUTILUS, 1897.)

([3]) WALTER, *Variation in* Urosalpinx. (AMER. NATUR., vol. XLIV, 1910 [sont également plus variables : 1° les individus pris aux endroits où ils sont peu nombreux, conséquemment où leur race n'est pas encore bien adaptée; 2° les individus pris dans les points très exposés, donc où l'adaptation est aussi incertaine.]) — Bien d'autres espèces introduites ou immigrées n'ont pas été spécialement étudiées à ce point de vue; je citerai comme exemples pouvant être examinés à ce propos : *a*) parmi les formes marines : *Meleagrina radiata* Deshayes (*M. savignyi* Monterosato), introduit de la mer Rouge dans la Méditerranée (VASSEL, *Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci.*, Session de Tunis, 1896, p. 10; et GIARD, *Comptes rendus Soc. Biol. Paris*, 1904, p. 255). — *Petricola pholadiformis*, introduit des États-Unis dans l'Europe occidentale : mer du Nord (PELSENEER, *Ann. Soc. Zool. et Malacol. Belg.*, t. XLVIII, 1914); *b*) parmi les formes continentales : *Vivipara stelmatophora*, introduit du Japon en Californie (*Nautilus*, vol. XV, 1901). — *Lithoglyphus naticoides*, introduit, dès avant 1913, en Belgique et dans le Nord-Est de la France, par l'Allemagne, venant du Danube. — *Helix acuta* (ou *barbara*) et d'autres encore, introduits dans le Nord de la France et en Belgique, le long de la mer (GIARD, *Feuille des jeunes natur.*, t. XXXVI, pp. 45 et 61); et BOULY DE LESDAIN, *ibid.*, t. XL, 1911, p. 51). — *Physa acuta*, introduit de régions plus méridionales d'Europe, en Belgique vers 1870, en Allemagne, en Suisse, en Russie, en Suède (Upsal); et, enfin, de nombreux Pulmonés européens introduits en Australie (MUSSON, *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, 2e série, vol. V, p. 883); en Amérique du Nord, aux Antilles, à Sainte-Hélène (SMITH, *Proc. Zool. Soc. London*, 1892, p. 259).

On peut donc conclure de ce qui précède que les individus d'une espèce varient moins lorsqu'ils sont bien adaptés à leur milieu, et que, quand ils sont moins bien adaptés, ils deviennent plus variables (1).

2. — Suivant l'âge.

La variabilité est plus grande (au double point de vue de la diversité des variations et de leur intensité) dans les premières phases du développement individuel (2).

Un « principe » énoncé par Darwin dit que les variations n'interviennent généralement pas dans les toutes premières phases du développement embryonnaire, « principe, dit-il, dont l'observation directe montre la probabilité (3) ». Longtemps admise, cette manière de voir n'est cependant plus acceptable, car les notions embryologiques si nombreuses acquises depuis lors font voir qu'elle n'est pas exacte.

Les variations peuvent apparaître, en effet, plus ou moins tôt dans le développement. On a vu (Ire partie, pp. 289 à 360) une multitude d'exemples de variation embryonnaire chez les Mollusques. Et à l'appui de la variabilité plus grande dans les premières phases, on peut citer de nombreux exemples typiques :

1° Dans *Littorina littorea*, la variation du rapport de la hauteur à la largeur est moindre dans les individus âgés que dans le jeune âge (4).

---

(1) Vernon, *Variation in animals and plants*. London, 1903, pp. 216 et 217. — On a déjà constaté la même chose en reconnaissant qu'une espèce est plus variable à l'état de domestication qu'à l'état sauvage; ou encore que les races humaines civilisées sont plus variables que les sauvages (Pearson, *The Chances of Death and other Studies in Evolution*. London, t. I, 1897). — On sait d'ailleurs que *Oenothera lamarckiana* dont la variabilité aux Pays-Bas a donné lieu à tant de discussions théoriques, a été introduite d'Amérique en Europe.

(2) Il y a ici parallélisme entre l'ontogénie et la phylogénie, puisque ce sont aussi les organes les plus « jeunes » phylogénétiquement, ou cénogénétiques, qui sont les plus variables (voir ci-dessus, p. 375).

(3) Darwin, *Variation des animaux et des plantes*, t. II, p. 13.

(4) Bumpus, *The variations and mutations of the introduced* Littorina. (Zool. Bull. Boston, vol. I, 1898, p. 247.)

2° Chez *Littorina rudis*, il y a multiplicité de formes jeunes anormales — presque inconnues à l'état adulte — et rencontrées soit mortes un peu après l'éclosion (fig. 266) (1), soit vivantes dans l'oviducte de la mère (fig. 265) (2).

3° Dans les *Melantho* de diverses espèces, la sinistrorsité est infiniment plus fréquente chez les embryons qu'à l'état adulte, de 10 à 100 fois plus grande (3).

4° Dans *Clausilia laminata*, les tours les plus voisins du sommet sont constitués par la coquille du jeune âge; or la variabilité de la « radial spiral » est, d'après les mesures faites, considérablement plus grande chez ces coquilles jeunes que dans les adultes, dans la proportion de 100 à 120 fois pour le premier tour et demi (4).

5° Chez *Helix arbustorum*, le même phénomène a été observé : la forme adulte est en parfait équilibre avec son environnement ; et les variations des stades jeunes sont éliminées par sélection périodique (5).

6° Dans les Unionidae d'Australie, les formes jeunes d'une seule et même espèce sont souvent beaucoup plus différentes entre elles que les différentes « espèces » à l'état adulte (6).

---

(1) Sykes, *On some Monstrosities of* Littorina rudis *Maton*. (Proc. Dorset Nat. Hist. and Antiqu. Field Club, vol. XIII, 1891, p. 193 : « No large or fullgrown examples have been found ».)

(2) Cépède, *Recherches sur les Infusoires astomes*. (Arch. Zool. expér., 5e série, t. III, 1910, fig. 111 à 116.) — Je puis confirmer par observation personnelle, la fréquence extrême des variations dans l'enroulement de la coquille des jeunes *Littorina rudis* dans l'oviducte des femelles portant des *Protophrya ovicola* parasites.

(3) Call, *Reversed Melanthones*. (Amer. Natur., vol. XIV, 1880, p. 207.)

(4) Weldon, *Study of natural Selection in* Clausilia laminata (*Montagu*). (Biometrika, vol. I, 1901, p. 109.) — En réalité, la proportion devait être plus grande encore, car on n'a pu tenir compte que des jeunes qui ont pu arriver *jusqu'à l'état adulte;* or, il y en a assez bien d'autres qui ont été éliminés avant cela, et surtout ceux qui s'écartaient le plus de la normale, c'est-à-dire les individus variés.

(5) Di Cesnola, *A first study of natural selection in* Helix arbustorum (*Helicogena*). (Biometrika, vol. V, 1907, pp. 387-399.)

(6) R.-M. Johnston, *Variability of Tasmanian Unio*. (Proc. Roy. Soc. Tasmania for 1888, pp. 95 et 96, 1889.)

7° Dans *Planorbis multiformis*, où les jeunes stades présentent une remarquable diversité de forme, tandis qu'ils se développent en adultes à peu près semblables ([1]).

8° Chez *Limnaea stagnalis*, où j'ai constaté à l'éclosion des écarts considérables dans la forme de la coquille, que l'on ne retrouve pas à l'état adulte, par exemple dans le rapport entre la longueur et la largeur de la coquille.

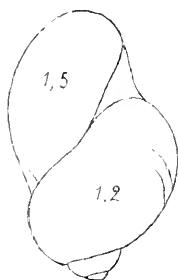


Fig. 267. — *Limnaea stagnalis*, une coquille, quatre jours après l'éclosion, montrant la limite de la coquille embryonnaire (variation courte) avec indice 1.2/1, tandis que l'indice de la coquille complète, après quatre jours, est 1.5/1. — Original.

Ce rapport, chez les adultes provenant *du même fossé que les pontes*, est de 2/1 ([2]). Dans les embryons près d'éclore, il peut descendre non seulement à toutes les valeurs comprises entre 2/1 et l'unité, mais passer même au-dessous de cette dernière, arriver à 0.9/1 et jusqu'à 0.76/1 (fig. 233 et 234).

Déjà trois ou quatre jours après l'éclosion, sur ces coquilles embryonnaires courtes, on constate une modification dans le rapport en question ; la longueur reprend progressivement sa valeur normale (fig. 267), passant par exemple de 1.2/1 à 1.5/1 ou de un sixième à un tiers en plus que la largeur ; il y a donc atténuation de la variation embryonnaire aussitôt qu'elle est

---

([1]) Hickling, *The Variation of* Planorbis multiformis *Bronn*. (Mem. and Proc. Manchester Lit. and Philos. Soc., vol. LVII, 1913, n° 10, p. 13.)

([2]) C'est là le rapport normal, d'après Moquin-Tandon (*loc. cit.*, t. II, p. 473) ; et la limite inférieure de ce rapport chez l'adulte n'arrive qu'à 1,25 : 1 (d'après von Martens, *Sarasin's Land-Mollusken von Celebes und die darin enthaltene Theorie der Formenketten* [Sitz. Ber. Gesellsch. Naturforsch. Fr. Berlin, 1899, p. 230]) ; tandis que sa limite supérieure atteint, suivant le même auteur, 2,4 : 1, et d'après Brockmeier (*Beiträge zur Biologie unserer Süsswasser-Mollusken* [Forschungsber. Biol. Stat. Plön, Bd IV, 1896, p. 260]), jusqu'à 2,6 : 1.

régularisée par le milieu nouveau où se meut le Mollusque, ainsi que dans le cas ci-dessus de *Planorbis multiformis* et de *Clausilia laminata*.

9° Chez *Limnaea reflexa*, le rapport de la longueur à la largeur est de 2.3/1 à 2.8/1, pour des individus de 23 millimètres, tandis que pour de plus jeunes il oscille entre 2.25/1 et 3/1 (1).

10° Dans *Physa fontinalis*, la variation du rapport de la longueur à la largeur est bien plus ample au moment de la naissance qu'à l'âge adulte; j'y ai constaté l'écart allant de 1.64/1 à 1.19/1 (fig. 235, p. 342).

11° Coquilles droites (non tordues) dans divers genres (p. 354), assez fréquentes chez les jeunes près d'éclore, totalement absentes chez les adultes.

12° Hernie endodermique et autres variations congénitales brusques de *Limnaea stagnalis*, rencontrées dans les embryons, inconnues à l'état adulte (p. 345).

Il y a ainsi dans le jeune âge, et surtout vers l'éclosion, une plus grande diversité de variation que par la suite, des variations plus amples que celles qui apparaissent après la naissance, et même il y a un grand nombre d'individus variés. Mais :

a) L'exemple de *Littorina rudis*, de *Limnaea stagnalis*, notamment, montre que beaucoup de ces variations du jeune âge sont éliminées progressivement sans parvenir à l'état adulte, surtout les variations les plus brusques, les plus écartées de la forme normale appropriée aux conditions d'existence de l'espèce. Il y a là un mécanisme d'autorégulation sélective. Et il est tout à fait probable qu'il en est le plus souvent ainsi : les individus à variations congénitales brusques sont — au moins pour la

(1) BAKER, *Variation in* Lymnaea reflexa *Say, from Huron County*. (12th REP. MICHIGAN ACAD. SCI., 1910, p. 62.)

plupart — éliminés avant d'atteindre l'âge adulte. Ces variations brusques non adaptives sont ainsi une cause de non-viabilité et, conséquemment, ne sont pas héritables puisque ceux qui en étaient atteints n'arrivent pas à l'âge de se reproduire.

b) En outre, pendant la croissance des individus variés *non éliminés*, il y a, après l'éclosion ou même avant, atténuation « régulatrice » ou diminution de la variation à mesure que l'âge avance ; tel est le cas de *Clausilia laminata* et *Helix arbustorum* (ci-dessus p. 420), de *Limnaea stagnalis* à coquille courte (fig. 267), de *Planorbis corneus* à tête asymétrique (fig. 261), de *Limnaea stagnalis* à pied hypertrophié (p. 349), de *Helix pomatia* nés planorboïdes (p. 402), etc. ; et il en est ainsi vraisemblablement d'un très grand nombre de cas que l'on étudiera à ce point de vue.

De toute façon, et dans ces deux cas *a* et *b*, c'est le milieu qui cause cette régulation ou maintien du « type », par suite de l'état d'infériorité des individus non constitués avec les caractères spécifiques adaptatifs correspondants à ce milieu et donc non en harmonie avec lui : il y a *réadaptation au milieu*, c'est-à-dire variabilité inverse qui n'est nulle ou insensible que dans les individus normaux ou à peu près normaux, et l'on rentre ainsi dans la première cause de variabilité des individus : la non-adaptation.

Avec l'âge, chez les Mollusques, la variabilité va donc en diminuant d'une façon constante [1].

---

(1) La même chose a été constatée dans d'autres groupes, par exemple, chez les Oursins : Vernon, *The Effect of Environment on the Development of Echinoderm Larvae* (Phil. Trans. Roy. Soc., vol. CLXXXVI B, 1895, p. 617) ; et Peter, *Neue Untersuchungen über die Grösse der Variabilität und ihre biologische Bedeutung* (Arch. Entwickl.-mech., Bd XLI, 1911 [variations s'effaçant avec l'âge croissant des larves]). — Cténophores : Fischel, *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei* (Arch. Entwickl.-mech., Bd VI, 1897 [variations s'effaçant avec l'âge croissant des larves]). — Poissons : Ryder, *The inheritance of Modifications due to disturbances of the early stages of development especially in the japanese domesticated races of goldcarp* (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphie, 1893, p. 82). — Mammifères : Cochon d'Inde : Minot, *Journ. of Physiol.*, vol. XI, p. 97. — Homme : Pearson, *Proc. Roy. Soc. London*, vol. LXVI, 1900, p. 23.

La variabilité relativement plus grande dans le jeune âge peut s'expliquer par une triple cause :

1° Par une plus grande plasticité des phases primitives de l'ontogénie (correspondant à la plasticité plus grande des éléments cellulaires les moins différenciés) confirmée par :

a) Le fait qu'avant la segmentation, les œufs supportent la centrifugation et continuent à se développer (1).

b) Les phénomènes d'*adaptation plus rapide* et plus parfaite des jeunes stades : on voit des jeunes s'adapter directement, à leur naissance ou avant, là où les adultes de la même espèce ne peuvent s'adapter que très progressivement ; par exemple à une salure plus grande ou plus faible : les adultes de *Cenia cocksi* ne s'adaptant que progressivement à une dessalure de l'eau de mer, tandis que les pontes continuent à évoluer et que les nouveau-nés s'y adaptent directement (2) ; les embryons de *Bythinia leachi* poursuivent leur développement dans l'eau renfermant 2.5 °/₀₀ de sel marin, tandis que les adultes n'en supportent pas une addition de 1.5 °/₀ (observation personnelle) ; les embryons de *Limnaea peregra* éclosent et se développent directement, d'une façon normale, dans une eau avec 5 grammes de sel marin par litre où des adultes ne peuvent s'adapter que progressivement (3) ; les jeunes huitres supportent mieux que les adultes la présence

(1) Conklin, *The effects of centrifugal force upon the organization and development of the eggs of fresh water Pulmonates*. (Journ. of exper. Zool., vol. IX, 1910, p. 444 : « The injurious effect of centrifuging increase rapidly from the time of the first maturation to that of the first cleavage. Before the formation of the first polar body, the eggs stand centrifuging without much injury. After both polar bodies have been formed and up to the period of first cleavage, the effects of centrifuging are more and more injurions ».)

(2) Pelseneer, *L'origine des animaux d'eau-douce*. (Bull. Acad. roy. Belg. [Sci.], 1905, p. 716, 1906.)

(3) Rajat, *L'action du chlorure de sodium sur les Mollusques aquatiques*. (Comptes rendus Soc. Biol., 69e année, 1917, p. 172) — On connaît aussi l'exemple des *Daphnia* de Paul Bert (*Ann. des Sci. nat.* [*Zool.*], 1866), dont les adultes ne survécurent pas dans une eau salée à 1,5 °/₀, tandis que leurs œufs s'y développèrent et y donnèrent naissance à une génération nouvelle qui a prospéré dans ce milieu néfaste à la première.

de sulfate de calcium qui débilite ces dernières (¹); les jeunes *Physa* supportent mieux que les adultes les modifications de milieu et les excitations mécaniques localisées (²).

c) Les phénomènes de régénération plus rapide et plus parfaite dans le jeune âge (comme pour les grenouilles, dont les têtards régénèrent, mais non les adultes) :

α. *Purpura lapillus*, où la régénération de l'œil est plus rapide chez le jeune que chez l'adulte (³).

β. *Limnaea stagnalis*, où, chez l'adulte, la lenteur de la régénération est très grande (⁴).

d) L'élasticité des changements de coloration dans le jeune âge : les jeunes *Elysia viridis* prennent plus rapidement que les adultes la coloration des algues rouges sur lesquelles on les élève (observations personnelles).

2° Par le fait que l'embryon ne peut fuir des conditions nouvelles, plus ou moins gênantes, quand il s'y trouve soumis, tandis que l'adulte le peut; le premier subit donc passivement une plus grande variété de conditions extérieures (c'est-à-dire un plus grand nombre de causes de variations) que le second.

3° Par la sélection, qui :

a) Atténue les variations un peu fortes, comme on l'a vu ci-dessus (p. 423).

b) Empêche la conservation (et conséquemment la perpétuation héréditaire) de nombreuses variations non viables, tout comme elle aide d'autre part à fixer de plus en plus celles qui sont nées en harmonie avec les conditions d'existence et provoquées par elles.

(¹) Oku, Ito and Fujita, *The action of calcium sulphate on living Oysters*. (Journ. Fisher. Bur. Tokyo, vol. X, 1901.)

(²) Dawson, *The Biology of* Physa. (Behavior Monogr., vol. I, n° 4, 1911.)

(³) Pelseneer, *Quelques observations sur la régénération chez les Gastropodes et les Turbellariés*. (IXe Congrès international de Zoologie, 1914, p. 172.)

(⁴) Techow, *Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden*. (Arch. Entwickl.-mech., Bd XXXI, p. 368.)

A côté de la non-adaptation et de l'âge, une troisième cause de variabilité serait la « prospérité » (1); il y aurait une variabilité plus grande des individus prospères que des individus appauvris, mal nourris, etc., c'est-à-dire placés dans des conditions défavorables.

Mais il ne se trouve guère d'exemples confirmatifs de cette « règle »; il a été vu, au contraire, que les individus tout à fait bien adaptés, dont les organes se trouvent par conséquent dans les conditions les meilleures d'euphorie et de prospérité, varient beaucoup moins que ceux qui sont « non adaptés », c'est-à-dire ne se trouvant pas dans les conditions favorables habituelles (p. 430). Toutefois, il peut se faire que certaines variations soient, chez des individus faibles, une cause d'infériorité et de disparition; de sorte qu'à nombre égal d'exemplaires forts et faibles, variés, un plus grand nombre des premiers persistent, et il *semble* alors qu'il y a plus d'individus variés chez eux.

III. — Espèces offrant le plus de variabilité.

Les espèces d'une même époque ou d'une même région ne sont pas toutes également variables. Si l'on compare entre elles diverses formes de Mollusques, même éventuellement des espèces voisines, on y constate souvent une variabilité inégale, soit pour un caractère déterminé, soit pour la généralité des caractères.

Ainsi, parmi les Lamellibranches du genre *Cardium*, il a été signalé que *C. muricatum* est le plus variable (polymorphe) quant au nombre de côtes, et *C. magnificum* le moins, *C. isocardia* leur étant intermédiaire à ce point de vue (2). De même,

---

(1) Chez les Nudibranches, d'après HECHT (*Contributions à l'étude des Nudibranches* [MÉM. SOC. ZOOL. FRANCE, t. VIII, 1896, p. 23]), les variations s'observent de beaucoup le plus fréquemment chez les animaux les plus grands et les plus vigoureux.

(2) BAKER, *Rib Variation in* Cardium. (AMER. NATUR., vol. XXXVII, 1903, p. 407.)

parmi les Pulmonés du genre *Helix*, *H. lapicida* a été reconnu une forme peu variable, tandis que *H. cespitum* est très variable ou polymorphe ([1]); *Cerion glans* est beaucoup plus variable qu'aucun autre Pulmoné terrestre des Bahamas ([2]), etc.; *Paludestrina proteus* et *P. longinqua*, placés dans les mêmes conditions, montrent, le premier une très grande variabilité, le second une variabilité minime ([3]), le tout au point de vue de la coquille. D'autre part, en ce qui concerne la longueur du flagellum, celle du dard et du pédoncule du receptaculum seminis (p. 236), *Helix nemoralis* est bien plus variable que *H. hortensis* ([4]). Et parmi les Mollusques fossiles, on a remarqué bien des fois des phénomènes semblables dans les espèces d'un même étage; un exemple bien connu en est, dans le Calcaire grossier de Grignon, *Voluta spinosa* sans variabilité et *Fusus (Sycon) bulliformis* présentant, au contraire, tant de variations qu'elles donnent l'idée d'un « affolement » de l'espèce; dans le Pliocène de l'Amérique du Nord, *Fulgur contrarius* varie énormément, tandis que *Strombus fragilis* et *Melongena corona* ne varient pas ([5]), etc.

D'après l'étude des phénomènes actuels, les deux causes principales qui déterminent ces différences de variabilité sont l'étendue de la distribution géographique et le degré de spécialisation.

([1]) COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France* (LOC. CIT., pp. 90 et 130 [et de *H. lapicida*, la faible variabilité est caractéristique non seulement pour l'époque actuelle, mais aussi pour les périodes géologiques précédentes : *Ibid.*, p. 129]).

([2]) PLATE, *Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahamas*. (VERHANDL. DEUTSCH. ZOOL. GESELLSCH., 1906, p. 131.)

([3]) STEARNS, *The fossil fresh-water shells of the Colorado desert, their distribution, environment, and variation*. (PROC. U. S. NAT. MUS. [WASHINGTON], vol. XXIV, 1901, p. 284.)

([4]) KLEINER, *loc. cit.*, respectivement pp. 299, 231 et 240.

([5]) LEIDY, *Remarks on the nature of organic species*. (TRANS. WAGNER FREE INST. OF SCI. [PHILADELPHIA], 1899, p. 53.)

1. — Suivant l'étendue de la distribution géographique.

Les espèces à très grande aire de dispersion sont généralement les plus polymorphes et leur variabilité est d'autant plus considérable que leur aire de répartition est plus vaste. Cela est naturellement la conséquence de la plus grande variabilité des conditions de milieu qui en résulte.

Mytilus edulis en est un excellent exemple; on sait la multitude de noms qui ont été infligés à cette espèce, à cause des diverses formes qu'elle présente; or elle est répandue dans tout l'hémisphère Nord, partout où la température de l'eau n'atteint jamais le maximum de 25° C. *Saxicava arctica*, également doté pour le même motif d'un grand nombre de noms différents, est une forme presque cosmopolite dont la distribution n'est interrompue que dans les eaux chaudes intertropicales, etc. Les espèces cosmopolites sont connues pour présenter toujours une grande diversité de variation ([1]). Et si l'on compare n'importe quelle espèce locale à une espèce de distribution étendue, on verra toujours que la seconde est plus variable ([2]).

Il en est ici des espèces comme il en est des individus (p. 415), le milieu varié, conséquence d'une distribution plus étendue, est cause que l'espèce n'est pas adaptée en même temps à cette diversité de condition par une organisation uniforme ([3]), comme l'est une espèce localisée dans un milieu peu varié ou de

---

([1]) Bellini, *L'influenza dei mezzi come cause di variazione e di dispersioni nei molluschi*. (Boll. Soc. natural. Napoli, t. XVIII, 1904, p. 20.)

([2]) L'influence de la distribution étendue a été reconnue dans les oiseaux *migrateurs*, qui, relativement aux espèces sédentaires ou non migratrices comparables, offrent un plus grand nombre de variations individuelles (Montgomery, *Organic variation as a criterion of development* [Journ. of Morphol., vol. XII, 1896, pp. 291 et 292]) : ces espèces migratrices sont, en effet, des formes à distribution ou aire géographique fort étendue.

([3]) Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (Loc. cit., p. 183 : « ... région à milieux très variés, et, dès lors, région favorisant le polymorphisme des espèces ».)

conditions constantes, si même celles-ci règent sur une grande étendue ([1]); ainsi il est bien connu que :

a) Les espèces littorales sont plus variables que les espèces abyssales; exemple : ***Pecten opercularis*** et ***P. irradians***, etc., offrent à peu de distance des variations très appréciables (travaux de Davenport, voir p. 51, etc.), tout comme leurs conditions de milieu varient à de petites distances; ***P. pudicus***, par contre, est réparti dans l'Atlantique Nord, le Pacifique et l'Antarctique (au moins), mais dans des conditions physiques et chimiques partout identiques, et il présente partout les mêmes caractères ([2]); et l'on pourrait encore citer bien des exemples (d'après les récoltes de Challenger) de Lamellibranches abyssaux à grande aire de dispersion et à très faible variabilité : *Semele profundorum* (Atlantique et Pacifique), *Silenia sarsi* (Atlantique et océan Indien), *Verticordia deshayesiensis* (Atlantique et Pacifique), *Arca pteroessa* et *Lima goliath* (Atlantique et Pacifique), etc.

b) Les espèces intercotidales sont plus variables que les espèces de profondeur : ***Mytilus edulis*** plus que ***Modiola modiolus***, ***Purpura lapillus*** plus que ***Nassa reticulata***, etc.; mais nulle part les conditions d'existence ne sont plus variables ou changeantes qu'entre les limites des marées.

c) Les espèces terrestres, montagnardes et insulaires sont plus variables que les espèces de plaines et continentales ([3]).

([1]) Car il y a des exceptions dans les deux sens à cette règle générale : des formes à extension géographique assez considérable, mais à habitat très spécialisé, et alors, de faible variabilité, et des formes à aire de distribution relativement restreinte mais présentant des conditions de milieu très variées, et très variables elles-mêmes dans ce cas, par exemple : les Strepomatidae qui ont une variabilité considérable dans une aire de distribution minime. (WETHERBY, *Remarks on the variation in form of the Family Strepomatidae*. [PROC. CINCINNATI SOC. NAT. HIST., 1876, p. 8].)

([2]) PELSENEER, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches)*. (RÉSULTATS, ETC., S. Y. BELGICA, p. 26.)

([3]) COUTAGNE, *loc. cit.*, pp. 181 et 182.

2. — Suivant la spécialisation.

1° C'est un fait d'expérience familière que toutes les espèces ne supportent pas également bien un même changement dans les conditions de milieu; ainsi :

a) A des eaux souterraines obcures s'adapteront *Ancylus fluviatilis* (1), *Paludestrina jenkinsi* (2), *Neritina fluviatilis*, certains *Limnaea*, *Dreissensia polymorpha* (3), *Aetheria petretini* (4), tandis que *Pleurocera subulare* y meurt (5).

b) A des eaux chaudes ou « thermales » s'accoutument *Physa acuta*, *Limnaea peregra* (espèce particulièrement eurytherme et euryhaline parmi les Limnées), tandis que des espèces même voisines n'y survivent pas (comme *Limnaea auricularia*, plus sténotherme et plus sténohalin que les autres Limnées (IVe partie).

c) A des eaux dessalées certaines espèces marines résistent fort bien, contrairement à d'autres qui ne supportent pas une légère variation de salinité (à l'état de larve comme à l'état adulte) : *Tellina baltica* et *Littorina littorea* sont un bon exemple des premières, *Tellina incarnata* et *Lamellaria perspicua*, des secondes (IVe partie, II, 9).

2° C'est un fait d'expérience aussi que les espèces les plus tolérantes à ces divers points de vue (d'ordinaire une espèce tolérante à une sorte de modification du milieu l'est aussi à

---

(1) Hardy, *Journ. of Conch.*, vol. XI, 1906, p. 273 (vieilles conduites d'eau à Manchester).

(2) Standen, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1907, p. 19 (conduites d'eau, Peckham, S. London).

(3) *Zoologist*, vol. X, p. 3430.

(4) Bourguignat, *Matériaux pour servir à l'histoire des Mollusques acéphales du système européen. (Description de plusieurs* Aetheria *nouvelles.)* Paris, 1880 (conduites d'eau en fonte, Ramleh, près du canal Mahmoudieh, Égypte).

(5) Simpson, Pleurocera angulare *in water-mains*. (Nautilus, vol. IX, 1895, p. 37.)

d'autres : voir IV[e] partie) sont les plus variables, notamment celles qui se rencontrent déjà dans la plus grande diversité de milieux, c'est-à-dire qui rentrent dans la première condition ci-dessus : ce sont les moins spécialisées, celles qui ne sont pas adaptées à un habitat très particulier (espèces littorales ou intercotidales ci-dessus, etc.).

Au contraire, les espèces qui sont nettement différenciées par un habitat très spécial ne sont que très peu variables ([1]).

La preuve de leur faible variabilité se trouve dans leur disparition rapide, au moindre changement de milieu, tant à l'époque actuelle qu'aux temps géologiques; ainsi, comme exemple du premier cas, on peut citer :

a) Les espèces parasites étroitement adaptées à un hôte déterminé, ne survivant pas sur un hôte un peu différent (*Odostomia rissoides*, parasite externe de *Mytilus edulis*, ne peut vivre sur d'autres Lamellibranches tels que *Tapes*, *Tellina*, *Mactra*, etc.) ([2]).

b) Les espèces pélagiques ne peuvent pas atteindre leur état adulte en aquarium comme les espèces littorales, par exemple *Pterotrachaea*, etc. ; « Ptéropodes » : *Cavolinia*, etc.

c) Les Pulmonés dont les œufs pondus dans l'eau de mer et donnant une larve veliger, ne peuvent cependant atteindre leur état adulte sous l'eau : *Auricula*, *Siphonaria*, *Gadinia*, *Oncidium*.

([1]) Comme il a déjà été formulé par GIARD, il y a plus de trente ans (observations sur la note : *Les Mammifères ovipares*, par Vinciguerra [BULL. SCI. DÉPART. NORD, t. XVII, 1886, p. 416 : « Les groupes terminus... très fortement différenciés par une existence spéciale... présentent une très faible variabilité »]). — Cet « épuisement des facultés d'adaptation » a encore été signalé pour les Mollusques, par COUTAGNE, *loc. cit.*, p. 182 : « Lorsqu'une espèce trouve des conditions très favorables dans un milieu spécial très uniforme, sur un très grand espace, elle étonne alors par le prodigieux développement de ses générations successives *identiques* ».

([2]) PELSENEER, *Éthologie de quelques* Odostomia *et d'un Monstrillide parasite de l'un d'eux*. (BULL. SCI. FRANCE ET BELGIQUE, t. XLVIII, 1914, p. 3.)

d) Dans les temps géologiques, on a vu des groupes très spécialisés de Mollusques disparaître brusquement à la limite d'un étage, c'est-à-dire à un moment où les modifications plus ou moins profondes ont été réalisées dans le milieu : les Ammonites, les Bélemnites et surtout les Rudistes en sont des exemples bien connus; et ce que l'on sait de leur conformation permet d'y voir des formes très différenciées ou très spécialisées par le fait d'une adaptation à des conditions d'existence très particulières.

Par suite de leur étroite spécialisation même, ces diverses formes ont un patrimoine variable très entamé et réduit, de sorte qu'il leur reste *moins* à pouvoir modifier encore. Et quand la spécialisation (avec la complication qui en résulte) est trop avancée, cette complication en fait des organismes d'autant plus délicats que leur adaptation est plus parfaite. Vienne alors un léger changement dans les conditions de milieu, l'espèce (l'ensemble des individus), faute de pouvoir se modifier encore suffisamment, disparaît quand disparaît ou se modifie notablement l'habitat très particulier auquel elle était appropriée.

On voit par là que les deux conditions de variabilité des espèces (distribution étendue et variée, faible spécialisation) concordent assez étroitement ou se confondent presque en une seule; une espèce est d'autant plus variable qu'elle est moins spécialisée à des conditions particulières d'existence, c'est-à-dire qu'elle est moins localisée ou à distribution plus étendue, car les formes à aire de dispersion étendue sont par là même peu spécialisées puisqu'elles supportent une grande diversité de conditions de milieu.

Cette notion de la limitation de la variabilité a déjà été suggérée dès 1880 par l'étude de l'anatomie et de la phylogénie des Céphalopodes dibranches [1]. Bien des auteurs sont arrivés

---

[1] Brock, *Versuch einer Phylogenie des dibranchiaten Cephalopoden.* (Morphol. Jahrb., Bd VI, 1880, p. 293.)

plus ou moins indépendamment à des idées très analogues, énoncées sous des noms différents ([1]), et notamment maints paléontologistes, qui y ont été conduits par cette extinction des formes très spécialisées. Et le fait que ces idées concordantes, analogues à la limitation de la variabilité, ont surgi sous des noms différents chez des auteurs travaillant dans des champs très divers est une preuve de l'existence réelle de cette particularité.

Si les deux conditions de variabilité des espèces (et des groupes plus élevés) se ramènent à une seule, celle-ci concorde en outre avec une des conditions essentielles de variabilité des individus et des organes; on a vu, en effet, d'une part, que sont les plus variables les organes (p. 407), les individus (p. 423) et les espèces (p. 420) subissant ou tolérant le mieux l'action du *milieu*; et, d'autre part, que les organes d'apparition récente et les individus jeunes sont les plus variables; mais une forme spécifique très spécialisée est une forme ayant *vieilli*, n'ayant pas gardé la plasticité des organismes archaïques ou primitifs! Car elle est ancienne par la multitude des variations qu'elle a subies; et, par le fait de ces dernières, elle a son long patrimoine héréditaire très réduit, limitant ainsi — tout comme pour les organes anciens et les individus âgés — les variations nouvelles possibles.

Formes hybrides. — On a maintes fois supposé que les formes hybrides présentent une variabilité exagérée. Les quelques observations positives faites à ce sujet chez les Mollusques

---

([1]) Giard, 1886 (faible variabilité des groupes très fortement différenciés). — Riley, 1888 (différenciation limitant l'étendue de la variation [*Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci.*, 1888, p. 216]). — Émery, 1893 (décroissance de l'adaptabilité [*Biol. Centralbl.*, Bd XIII, p. 397]). — Dollo, 1893 (limitation de l'évolution [*Bull. Soc. belge Géol.*, t. VII]). — Cope, 1896 (formes très différenciées disparaissant sans s'adapter). — Rosa, 1899 (réduction progressive de la variabilité). — Depéret, 1907 (degré de spécialisation trop avancé, cause de dépérissement et de mort). — Le Dantec, 1909 (loi de stabilité croissante : quand une espèce varie, elle passe à un état plus stable que le précédent). — Hoernes (décroissance de la variabilité [*Biol. Centralbl.*, Bd XXXI, p. 373]).

tendent à montrer plutôt que la variabilité y est moindre que celle des espèces parentes. Ainsi dans les hybrides de *Helix nemoralis* et *H. hortensis*, examinés au point de vue des organes génitaux :

1° La longueur du pédoncule du receptaculum seminis varie moins dans les hybrides que dans les individus des deux formes normales.

2° La longueur des glandes muqueuses (vésicules multifides) est peu variable chez les hybrides, alors qu'elle l'est très fort dans *H. nemoralis* et *H. hortensis*.

3° La longueur du dard est peu variable chez les hybrides, davantage dans *H. hortensis* et beaucoup plus dans *H. nemoralis* [1].

IV. — Résumé.

I. — Les organes qui présentent la plus grande diversité dans la variation sont : 1° au point de vue de leur situation, les organes les plus exposés à l'action du milieu (p. 409); 2° au point de vue de leur âge phylogénétique, les organes de constitution récente ou cénogénétique (p. 412), en comprenant parmi ceux-ci les organes rudimentaires (p. 410).

II. — Pour une même espèce, la variabilité peut différer suivant la « station » considérée (milieu) et suivant l'âge de l'individu; elle est d'autant plus grande : 1° que l'individu est moins adapté, c'est-à-dire que la localité présente moins d'uniformité (p. 416), et 2° que l'individu est moins avancé en âge (p. 423).

---

(1) Kleiner, *Untersuchungen am Genitalapparat von* Helix nemoralis, hortensis *und einer weiteren Reihe von Lang gezüchteter Bastarder beiden Arten.* (Zeitschr. indukt. Abstammungslehre, Bd IX, 1913, pp. 231, 234 et 240.)

III. — Entre espèces (ou subdivisions) différentes, la variabilité est en raison directe de l'étendue de la distribution géographique (entraînant la diversité des milieux) et en raison inverse du degré de spécialisation atteint (pp. 428 et 431).

IV. — Il n'y a donc qu'une condition essentielle à la variabilité tant des organes que des individus ou des groupes zoologiques, c'est la diversité du milieu habité et la propriété des organes, individus et groupes de pouvoir s'adapter à cette diversité, c'est-à-dire d'être aussi peu spécialisés que possible. Conséquemment, pour les organes, les individus et les espèces, la variabilité est d'autant plus grande que organe, individu ou espèce est moins spécialement adapté et d'un âge ontogénétiquement et phylogénétiquement moins avancé.

QUATRIÈME PARTIE

Causes des variations.

« Toutes les variations sont causées directement ou indirectement par quelque changement dans les conditions ambiantes. »

DARWIN [1].

I. — Causes externes et causes internes.

Après avoir examiné les façons de classer les variations, puis recherché quels sont les organes, les individus et les espèces les plus variables, nous arrivons à une question d'une importance théorique capitale : celle des causes des variations.

Comme causes éventuelles, on a invoqué, en les opposant les unes aux autres, des causes externes et des causes internes.

Il s'agit donc d'abord de voir jusqu'à quel point existe cette distinction en deux sortes de facteurs des variations.

1. — Causes internes.

Des causes internes sont surtout invoquées par les adversaires de l'influence du milieu dans l'évolution. Le plus souvent, ces « causes internes » sont mentionnées sans être le moins du monde précisées : ou bien sans être définies d'une façon claire,

---

(1) DARWIN, *De la variation des animaux et des plantes*, traduction Moulinié, t. II, 1863, p. 449.

ou bien sans avoir été l'objet d'aucune démonstration expérimentale ; par exemple :

1° On a rangé parmi les prétendues causes internes, la structure de la coque de l'œuf ou la quantité de vitellus ou albumen, c'est-à-dire des facteurs incontestablement *extérieurs* à l'œuf ou au germe lui-même.

2° Une cause dite « interne » peut avoir été conditionnée par des causes extérieures; ainsi, par exemple, le milieu interne des Métazoaires dont la composition (d'ailleurs variable avec le régime) influe sur celle de toutes les cellules, y compris les ovules et les spermatozoïdes; ce milieu est *externe* par rapport à ces diverses cellules. Ignorant le phénomène extérieur qui a déterminé une cause « interne », on a considéré cette dernière comme le point de départ; elle apparaît comme créateur, alors qu'elle est elle-même créée et fait déjà partie de la variation.

3° On a encore attribué des causes internes à des variations auxquelles une cause extérieure n'a pas été reconnue ou pour lesquelles on a jugé l'influence du milieu comme une cause insuffisante; il en est ainsi pour :

a) Des variations dans le développement (segmentation de l'œuf) chez *Loligo pealei* [1].

b) Des variations dans la coquille des *Partula* de Haïti [2].

Dans ces deux cas, les variations ont été constatées sans que rien *paraisse* changé dans les conditions ambiantes; mais on

---

(1) WATASE, *Studies on Cephalopods. I. Cleavage of the Ovum.* (JOURN. OF MORPHOL., vol. IV, 1891, pp. 293 et 294.)

(2) CRAMPTON, *The Principle of Geographical Distribution as illustrated by Snails of the genus* Partula *inhabiting Southeastern Polynesia.* (VERHANDL. VIII INTERNAT. ZOOL. CONGR., 1912, p. 647.)

sait combien il est difficile de démontrer qu'un milieu est demeuré entièrement inaltéré et que tous les individus se sont trouvés exactement dans les mêmes conditions, surtout pendant le développement embryonnaire; si rien ne paraît changé dans les conditions *générales* de milieu, c'est souvent que nous ne percevons pas certains changements peu apparents pour nous; et comme le dit R. Wallace : « ce qui nous semble identique et monotone peut ne pas l'être pour des Gastropodes (¹) »; et quand toute une série d'œufs se développent dans des conditions *en apparence identiques,* beaucoup diffèrent cependant l'un de l'autre quant à la position, la pression (compression mutuelle, espace disponible, etc.), l'éclairage, l'aération, et ainsi de suite.

Il a été reconnu, au contraire, depuis longtemps, que dans un milieu *inaltéré* il ne se produit pas de variation (²). Et c'est parce qu'on n'a pas découvert un facteur extérieur déterminant, qu'on l'a supposé absent et qu'on a imaginé alors une cause interne ou spontanée (³); mais celle-ci reste toujours, dans ce cas, mal définie, énigmatique et mystérieuse. De sorte que l'on a donné un simple décor verbal à une ignorance réelle et qu'on s'est ainsi dispensé de la peine qu'il y aurait à démêler expérimentalement la complexité des causes.

(¹) Wallace, *Darwinism,* p. 148.

(²) « Il est probable qu'il n'y aurait pas de variabilité s'il était possible de maintenir pendant un grand nombre de générations tous les individus d'une espèce dans des conditions d'existence absolument uniformes. » (Darwin, *De la variation des animaux et des plantes,* traduction Moulinié, t. II, 1868, p. 271.) — « We can imagine a purely geographical separation with the conditions of existence remaining inaltered in the separated parts : there a differenciation of species does not result, and the original species continues to exist without change. » (Ortmann, *On Separation and its bearing on Geology and Zoögeography.* [Amer. Journ. of Sci., 4e série, vol. IV, 1896, p. 68].) — « The embryo under uniform conditions of environment, varies but very little. » (Grabau, *Studies on Gastropoda. IV. Value of the Protoconch and early Conch Stages in the Classification of Gastropoda.* [Proc. VII internat. Zool. Congr., 1912, p. 754 (*Sycotypus,* etc.)].)

(³) Darwin, *The Origin of Species by means of Natural Selection,* 6th edit., 1884, p. 421 : « Variations which seems to us, in our ignorance, to arise spontaneously ».

4° Une seule cause pourrait être véritablement interne (ou cause germinale) : la structure de l'œuf. Mais pas un seul exemple n'en a été donné, démontrant expérimentalement une différence à ce point de vue, dans une même espèce de Mollusque, entre deux individus, l'un varié et l'autre non.

Et dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut démontrer d'aucune variation, qu'elle soit *prédéterminée* dans l'œuf, c'est-à-dire due simplement à l'état *originel* de celui-ci, préalablement à toute influence d'un agent extérieur. C'est à ceux qui maintiennent la doctrine des causes internes qu'il appartient de faire cette preuve, faute de quoi cette doctrine demeurera une sorte de vitalisme à peine déguisé.

Chaque fois qu'on a voulu expliquer les phénomènes de la vie et de l'évolution, sans garder un contact immédiat et continu avec le domaine de l'observation et de la réalité, on est inévitablement arrivé à des explications basées sur des représentations inaccessibles, qu'il a fallu progressivement compliquer davantage, à mesure que de nouveaux faits expérimentaux positifs venaient les menacer : il en a été ainsi de toutes les théories « particulaires » ou des éléments représentatifs de l'hérédité. Des constructions de ce genre, malgré tout ce qu'elles peuvent avoir de brillant ou de séduisant, détournent de l'observation en masquant les difficultés réelles sous des artifices de langage : c'est à ce titre qu'elles sont néfastes!

2. — Causes externes.

C'est seulement par la recherche des relations entre les variations et les conditions de milieu dans lesquelles elles apparaissent, et par les expériences de contrôle, qu'on a pu arriver jusqu'ici à déterminer scientifiquement les causes de certaines variations.

Les faits d'observation déjà connus montrent que le déterminisme des variations est purement mécanique et dû, en dernière analyse, à des causes extrinsèques.

Ce sont les mêmes principes qui régissent la substance organisée et l'inorganisée : la première est comme l'autre soumise à l'inertie qui s'y manifeste par les propriétés héréditaires ; mais c'est du dehors que lui viennent tous les stimulants, sous forme d'énergie provenant de facteurs extérieurs. Rien n'échappe à l'influence du milieu.

C'est ce qu'exprime le premier principe de Lamarck, dans une forme appropriée aux connaissances de son temps ; et c'est ce que Darwin a confirmé un demi-siècle plus tard, en disant : « Toutes les variations sont causées, directement ou indirectement, par quelque changement dans les conditions ambiantes (1) », de sorte que les deux « doctrines », lamarckienne et darwinienne, sont en cela absolument concordantes.

L'être vivant trouve dans son milieu, non seulement la source de toutes ses énergies, mais encore la direction qui détermine, à chaque instant, la nature actuelle de son fonctionnement ou « comportement (2) », et la variation n'est qu'une partie de ce comportement.

Mais l'être vivant n'échappe pas au principe de la conservation de l'énergie ; et tout ce qu'il accomplit laisse une trace dans sa structure. Tout comportement ou fonctionnement est ainsi « constructeur », c'est-à-dire constructeur de forme ou morphogène ; et, par suite de modifications dans les conditions où les organismes se trouvent — et conséquemment par suite de modifications dans leur propre fonctionnement — se produisent des transformations des organes et des individus.

Toute modification d'un caractère est une réaction ; et une modification *de direction déterminée* ne peut provenir que d'une action déterminée, toujours de même direction, c'est-à-dire durable et continue.

---

(1) Darwin, *De la variation des animaux et des plantes*, vol. II, p. 449.

(2) Davenport, *The Collembola of Cold Spring Beach.* (Cold Spring Harbor Monogr., n° 2, 1903, p. 20 : « At the basis of all behaviour lies reaction to external stimuli ».)

Or il n'y a, comme répondant nettement à cette condition : « agir d'une façon continue sur un organisme », que le milieu extérieur ou un facteur durable, permanent, faisant partie de celui-ci.

Pour chaque espèce introduite dans une condition de milieu déterminée, il y a une seule variation par laquelle elle doit réagir mécaniquement. Et il n'y a là qu'un cas particulier de détermini-me biologique; et les conditions d'environnement qui sont dans la nature, communes à un grand nombre d'individus, y provoquent des variations générales qui ne disparaissent plus.

L'expérience courante montre que l'organisme est sensible à son état de bien-être ou d'euphorie (normalité fonctionnelle), et que :

a) Placé dans des conditions d'existence *très différentes* du milieu habituel, il fuit ces conditions défavorables, et s'il ne peut les fuir, il dépérit ;

b) Placé dans des conditions différentes, mais modérément différentes, il peut continuer à prospérer ; mais une différence modérée de ce genre produit cependant des changements dans le mode de fonctionnement de certains organes ; et l'être vivant, par ce fonctionnement différent, réagit au changement de milieu, et ces modifications dans le fonctionnement retentissent sur l'organe dont la constitution se modifie à son tour : ainsi apparaît une variation morphologique.

L'organisme acquiert, de cette manière, des caractères par son propre fonctionnement (caractères cinétogénétiques ou de causes mécaniques [Cope] ou automorphoses [Perrier]), dont la source est donc dans la sensibilité à l'euphorie. Mais un tel caractère cinétogénétique ou automorphique est déterminé par une *réaction* ou autoadaptation à un stimulant extrinsèque d'ordre physique ou chimique ; et le fonctionnement des organes ainsi que leur transformation et leur localisation n'obéissent donc qu'à des lois mécaniques.

De sorte que tous les caractères, aussi bien les cinétogenèses que les physiogenèses (Cope, dus à des causes physico-chimiques) ou allomorphoses (Perrier) (1), sont le résultat de causes extrinsèques.

1° Des doutes ont cependant été élevés au sujet de l'influence du milieu dans la production de variations et l'évolution organique qui en est la conséquence. La négation absolue de son efficacité dans tous les cas d'évolution est même un dogme fondamental pour l'école mutationniste orthodoxe (2).

Toutefois, pour ce qui concerne les Mollusques, aucun zoologiste n'a nié d'une façon générale l'action des facteurs extérieurs dans la production de variations; ainsi :

a) Pour un cas spécial seulement (*Achatinella* des îles Sandwich et *Partula* de Tahiti), deux auteurs ont affirmé que les agents extérieurs sont *inactifs* dans la variation : « external conditions not the cause (3) »; « the cause of organic differentiation cannot be found in environmental circumstances (4) ».

b) Outre ce cas particulier, un seul autre s'est trouvé (également relatif à des Pulmonés insulaires) où les facteurs extérieurs ont été présentés comme ayant *peu* d'action : ils ne viendraient qu'en seconde ligne et pour une importance réduite (5).

---

(1) Perrier, *Les colonies animales*. Paris, 2e édit., 1898, pp. xvi et xvii.

(2) Pour ses adeptes, les conditions extérieures sont impuissantes dans le processus de la transformation des espèces. Ainsi, d'après De Vries, « la lente adaptation des espèces au chaud et au sol est une fiction poétique et naïve dont rien n'appuie la réalité », — ce qui est en contradiction avec d'autres passages du même auteur : « Les plantes de nos dunes ont beau s'être *adaptées à leurs* conditions de vie particulières », « ... l'identité du climat et des conditions d'existence peut créer une ressemblance extérieure ». (*Transformisme et mutation*. [Rev. du mois, t. VIII, 1909, respectivement pp. 272 et 274].)

(3) Gulick, *On Diversity of Evolution under one set of External Conditions*. (Journ. Linn. Soc. London [Zool.], vol. XI, 1872, p. 498.)

(4) Crampton, *The Principles of Geographical Distribution as illustrated by Snails of the genus* Partula *inhabiting Southeastern Polynesia*. (Verh. VIII internat. Zool. Congr., 1912, p. 647.)

(5) P. et F. Sarasin, *Die Pulmonaten von Celebes*, t. II, 1881, p. 235.

2° Au contraire, dans des cas très variés, de nombreux auteurs, comme conclusions à leurs observations ou expériences, ont constaté une cause effective *extérieure* aux variations des Mollusques; il en est ainsi pour tous ceux qui ont abordé la question par examen personnel, dans des formes les plus diverses du groupe; c'est ce que montrent notamment les citations suivantes :

a) Najades : sur l'épaisseur et la forme des coquilles desquelles le milieu exerce une influence par sa composition chimique, sa densité, ses mouvements, etc. (1), ce qui a été confirmé, pour les mouvements particulièrement, par Jordan, Bridgman, Sell et March (voir plus loin).

b) Gastropodes pulmonés terrestres importés en Argentine : ils y présentent, par exemple *Helix lactea* du Sud de l'Europe, un aspect différent (2), et notamment une modification « piu sottile et piu fragile » de la coquille, variation causée par le milieu nouveau (3).

c) Divers Pulmonés terrestres, notamment *Helix sylvatica,* des Alpes et du Jura, étendu au Nord jusqu'à Carlsruhe, y perdant la couleur jaune du type original (4).

d) *Limnaea stagnalis,* dont la taille dépend notamment du volume du milieu liquide habité (5).

---

(1) PICARD, *Mémoire sur les déviations dans le genre* Unio. (BULL. SOC. LINN. NORD. Abbeville, t. I, 1840.)

(2) I. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, *Histoire naturelle générale,* t. III, 1860, p. 402.

(3) STROBEL, *Alcune note di malacologia argentina.* III. *Molluschi europei acclimati in Buenos-Aires.* (ATTI SOC. ITAL. SCI. NAT., 1868, p. 552.)

(4) HEYNEMANN, *Ueber Veränderlichkeit der Molluskenschale.* (BER. SENK. NAT. GES, 1869-1870, p. 133, 1870.)

(5) SEMPER, *Ueber die Wachsthums-Bedingungen des* Lymnaeus stagnalis. (VERHANDL. PHYS. MED. GESELLSCH. WÜRZBURG, N. F., Bd IV, 1874, pp. 16 et 17.)

d') *Arionta californiensis*, dont la spire est d'autant plus déprimée et la coquille d'autant plus ombiliquée, que l'on passe dans des régions plus sèches et plus chaudes (1).

e) Les Strepomatidae et autres Gastropodes fluviatiles sont plus variables, parce qu'ils sont exposés, pendant leur développement, à des conditions de milieu plus variables que les Gastropodes terrestres (2).

f) *Limnaea peregra* et *Physa acuta*, etc., présentant des variations de forme dont on peut rapporter « la cause à l'altération des eaux dans lesquelles les animaux habitent (3) ».

g) *Planorbis multiformis* de Steinheim, dans les variations duquel a été reconnu : « the power possessed by physical causes to alter the primitive organisation », et constaté que des conditions exceptionnelles causent d'extraordinaires modifications : « These conditions appear to be the isolation of the modified descendants of *P. laevis*, due to the absence of completing types, and the character of environment (4) ».

h) Chez les Céphalopodes, dans l'organisation desquels il a été reconnu que « durch gleiche Lebensbedingungen auch gleiche morphologische Bildungen erwachsen müssen (5) ».

i) Pulmonés terrestres, et surtout *Helix nemoralis*, dont des variations sont dues à l'influence du milieu, et dont la couleur sombre est causée par l'humidité (6).

---

(1) Cooper, *Proc. Calif. Acad. Sci.*, vol. V, 1875, p. 124.

(2) Wetherby, *Remarks on the Variation in Form of the Family Strepomatidae, with Description of New Species*. (Proc. Cincinnati Soc. Nat. Hist., 1876, p. 3.)

(3) De Folin, *Faune lacustre de l'ancien lac d'Ossegor*. (Bull. Soc. Borda [Dax], 1879, p. 45.)

(4) Hyatt, *The genesis of the tertiary species of* Planorbis *at Steinheim*. (Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 1880, respectivement pp. 23 et 26.)

(5) Brock, *Phylogenie der Dibranchiaten Cephalopoden*. (Morph. Jahrb., Bd VI, 1880, p. 292.)

(6) Leydig, *Ueber die Verbreitung der Thiere im Rhöngebirge und Mainthal*. (Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. und Westf., 1881, p. 156.)

j) Multiples espèces de *Cypraea* de Nouvelle-Calédonie, dont les variations font voir « combien chez les Mollusques l'espèce peut varier suivant son habitat [1] ».

k) Pulmonés terrestres divers, chez lesquels « l'adaptation au milieu par sélection naturelle nous permet d'expliquer en général la genèse de ces formes variées qui ont été si souvent considérées comme des espèces distinctes [2] ».

l) *Cardium edule*, au sujet duquel « in the four independant cases, the shells which have lived under similar conditions, i. e., in very salt water, have become like each other [3] ».

m) *Anomia*, dont les particularités de la coquille sont une adaptation à son « environnement [4] ».

n) Mollusques marins de Patagonie, dont la multiplicité des formes décrites montre « la puissance de l'influence modificatrice du milieu [5] ».

---

(1) JOUSSEAUME, *Quelques cas tératologiques présentés par des Mollusques.* (BULL. SOC. ZOOL. FRANCE POUR 1882, p. 307, 1882.)

(2) COUTAGNE, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce.* (COMPTES RENDUS ASSOC. FRANÇ. AVANC. SCI., session de La Rochelle [1882], p. 651, 1883.) — Du même auteur, on lit encore plus tard : « La grande variabilité des conditions de milieu (altitude, orientation, nature minéralogique du terrain, humidité, etc.) entretiendra en quelque sorte la faculté d'adaptation au milieu », et « ... lorsqu'une espèce trouve des conditions très favorables dans un milieu très uniforme sur un très grand espace, elle étonne par le prodigieux développement de ses générations successives identiques », et encore : « Les régions à milieu très variés favorisent le polymorphisme des espèces ». (COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* [LOC. CIT., 1895, respectivement pp. 181, 182 et 183].)

(3) BATESON, *On variation of* Cardium edule *apparently correlated to the conditions of Life.* (PHIL. TRANS. ROY. SOC. LONDON, 1889, p. 316.)

(4) JACKSON, *Phylogeny of the Pelecypoda; the Aviculidae and their allies.* (MEM. BOSTON SOC. NAT. HIST., vol. IV, 1890, p. 355.)

(5) DE ROCHEBRUNE et MABILLE, *Mollusques.* (MISSION SCIENTIFIQUE DU CAP HORN, t. VI, 1891.)

o) Mollusques de France spécialement : « Toutes ces variations ont pour cause une influence exercée par les milieux ou d'origine physiologique ([1]). »

p) *Mytilus edulis*, qui est plus plat et à coquille plus mince dans les eaux tranquilles, et plus étroit et à coquille plus épaisse, dans les eaux agitées ([2]).

p') *Ostrea edulis*, sur la forme et la couleur duquel influent la profondeur, la salinité, la température, etc., de l'eau environnante ([3]).

q) Pulmonés des îles Galapagos (*Bulimulus*), dans les variations desquels « the manner in which this is brought about is one of the prettiest illustrations of the direct action of the environment which I know ([4]) ».

r) Volutes argentines, à propos desquelles il est constaté des « variations provenant du genre de vie et devenant héréditaire ([5]) ».

s) *Limnaea stagnalis*, où de nombreuses variétés ont pour cause des variations dans le régime alimentaire, la nature du fond, la profondeur, etc. ([6]) ».

([1]) Locard, *L'influence des milieux sur le développement des Mollusques.* (Mém. Soc. Agricult. Lyon, 1892, p. 135.)

([2]) Pelseneer, *La formation de variétés chez la Moule comestible.* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. XXVIII, 1892, p. 250.)

([3]) Möbius, *Ueber die Thiere der schleswig-holsteinischen Austernbänker, ihre physikalischen und biologischen Lebensverhältnisse.* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1893.)

([4]) Dall, *Insular Landshell Faunas especially as illustrated by the data obtained by G. Baur in the Galapagos Islands.* (Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 1896, p. 408.)

([5]) Lahille, *Contribucíon al Estudio de las Volutas argentinas.* (Rev. Mus. Plata, t. VI, 1895, p. 34.)

([6]) Brockmeier, *Ueber Süsswassermollusken der Umgebung von Plön.* (Forschungsber. Biol. Stat. Plön, Theil 3, 1895.)

s') Lamellibranches (Najades), où il est reconnu que « variations are produced by the surroundig conditions (1) ».

t) Mollusques indigènes en général, au sujet desquels il est reconnu « dass alle variationen derselben durch die eigenartige Beschaffenheiten der Umgebung bedingt sind (2) ».

u) *Crepidula*, chez qui s'observe « dwarfing by direct action of environment (3) ».

v) *Helix nemoralis*, importé à Lexington (États-Unis), montrant une variation de direction définie, mais différente suivant la localité, donc suivant les circonstances extérieures (4).

w) *Limnaea stagnalis*, dont la coquille varie en forme et en épaisseur, etc., suivant le mouvement des eaux (5).

x) Gastropodes divers, à propos desquels a été observée l'influence du milieu sur la conformation des coquilles, l'albinisme, etc. (6).

y) *Paludestrina* et *Physa*, à propos desquels « the suggestion that arises from the study of the forms above reviewed and the regions and conditions to which they are related, point to the cause that induce variation and to the permaneney of

---

(1) ORTMANN, *On Separation and its bearing on Geology and Zoögeography.* (AMER. JOURN. OF SCI., 4e série, vol. IV, 1896, p. 69.)

(2) CLESSIN, *Ueber den Einfluss der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken.* (JAHRESHEFTEN VER. VATERL. NATURK. WÜRTTEMBERG, 1897, p. 86.)

(3) CONKLIN, *Embryology of* Crepidula. (JOURN. OF MORPHOL., vol. XIII, 1897, p. 13.)

(4) HOWE, *Variation of the Shell of* Helix *in the Lexington Colony.* (AMER. NATUR., vol. XXXII, 1898.)

(5) VON MARTENS, *Sarasin's Land-Mollusken von Celebes und die darin enthaltene Theorie der Formenketten.* (SITZUNGSBER. GESELLSCH. NATURFORSCH. FREUNDE BERLIN, 1899, p. 204.)

(6) GOLDFUSS, *Die Binnenmollusken Mittel-Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung der Thüringer Lande, etc.* Leipzig, 1900 (ces observations sont rapportées dans la première partie).

the species and genera, or to the mutability of same, as dependant of environmental characters (1) ».

y') *Nassa obsoleta*, dont il a été reconnu que les dimensions et proportions varient dans différents points où il est soumis à des conditions différentes (2).

z) *Partula* de Tahiti, dont il est dit (*P. otaheitana*) : « This (pink-tipped shell) as well as all the other evidence which we have collected concerning the biology of the Tahitian snails, leads one to believe that the constitutions and inherited tendencies of the snails of any given valley are quite different from those of the snails of any other valley. » Et encore : « There appears to be no difference in the character of the snails in different parts of the same valley. The difference between any two adjacent valleys is, however, very marked (3) » ; pour cette même espèce, il a été reconnu que dans les vallées intermédiaires (où elle est amphidrome, dextre ou sénestre), chacun des individus donne l'une ou l'autre sorte de jeunes ; tandis que dans une vallée extrême de sa distribution, elle est représentée seulement par des exemplaires dextres donnant exclusivement des jeunes dextres, et dans l'autre seulement par des sénestres ne donnant rien que des jeunes sénestres (4).

aa) *Helix nemoralis*, dans les variations duquel on a trouvé la preuve de l'influence de la ségrégation et de l'influence du milieu (5).

---

(1) Stearns, *The fossil Fresh-water Shells of the Colorado Desert, their Distribution, Environment and Variation*. (Proc. U. S. Nat. Museum. Washington, vol. XXIV, 1901, p. 282.)

(2) Dimon, *A Quantitative Study of the Effect of Environment upon the Forms of* Nassa obsoleta *and* Nassa trivittata *from Cold Spring Harbor, Long Island*. (Biometrika, vol. II, 1902, p. 33.)

(3) Mayer, *Some Species of* Partula *of Tahiti. A Study in Variation*. (Mem. Mus. Compar. Zool., vol. XXVI, 1902, respectivement pp. 123 et 131.)

(4) *Ibid.*, p. 131.

(5) Hensgen, *Biometrische Untersuchungen über die Spielarten von* Helix nemoralis. (Biometrika, vol. I, 1902.)

ab) *Pecten opercularis* et *P. irradians,* à propos desquels il est dit respectivement : « To deny that environment may act directly to produce profound, *eventually specific*, changes, is to deny the evidence of some of the best experimental work in evolution »; et que les variations y sont dues à la diversité des conditions [1].

ab') Gastropodes d'eau douce, chez lesquels l'abondance des plantes aquatiques conduit à l'allongement très marqué de la spire [2].

ac) *Neritina virginea,* sur lequel les variations de salure, en plus ou en moins, déterminent la réduction de la taille [3].

ad) *Limnaea stagnalis* à coquille « martelée », dont le martelage commence à disparaître après qu'il a été placé dans une mare vaseuse pauvre en nourriture [4].

ae) *Buccinum undatum,* au sujet des variations duquel il est dit : « On retrouve ici encore la même influence mécanique du milieu sur la forme de la coquille [5]. »

af) Gastropodes marins du golfe de Gabès : leur spire est plus allongée sur les fonds herbeux [6].

---

(1) DAVENPORT, *Quantitative Studies in the Evolution of* Pecten. *Comparison of* Pecten opercularis *from three localities of British Isles.* (PROC. AMER. ACAD. ARTS AND SCI., vol. XXXIX, 1903, p. 145); et *Comparison of some Pectens from the East and West Coasts of the United States.* (MARK ANNIV. VOL., 1903, p. 131.)

(2) GERMAIN, *Étude sur les Mollusques terrestres et fluviatiles vivants des environs d'Angers et du département de Maine-et-Loire.* (BULL. SOC. SCI. NAT. OUEST FRANCE [NANTES], 2e série, t. III, 1903.)

(3) METCALF, Neritina virginea *variety minor.* (AMER. NATUR., vol. XXXVIII, 1904.)

(4) LEUTHARDT, *Malakozoologische Notizen.* (TÄTIGKEITSBER. NAT. GESELLSCH. BASELLAND, 1904-1906.)

(5) MALARD, *Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des coquilles turbinées (buccins).* (BULL. MUS. HIST. NAT. PARIS, t. XII, 1906, p. 326.)

(6) PALLARY, *Additions à la faune malacologique du golfe de Gabès.* (JOURN. DE CONCH., t. LIV, 1906, p. 116.)

ag) *Patella vulgata*, dont la coquille est plus aplatie vers la marée basse et dans les endroits très exposés, et plus étroite vers la limite de la marée haute ([1]).

ah) *Cerion glans*, dont il est dit : « Dagegen zeigt sich klar, dass die äusseren, speziel die klimatischen Faktoren jedenfalls von grössten Bedeutung bei Ausgestaltung der einzelnen Variationen sind ([2]). »

ai) *Limnaea columella*, chez lequel l' « environnement » affecte non seulement la croissance, mais le nombre des œufs pondus en un temps donné, ce qui montre qu'il affecte probablement tous les phénomènes physiologiques et non pas un seul ([3]).

aj) *Limax maximus*, variation blanche (non albinos), etc. : par opposition à l'hérédité des variations dans des expériences en captivité, les recherches dans la nature ont donné tant d'intermédiaires suivant le sol, l'altitude et l'exposition, que l'on ne peut croire à une séparation locale de formes fixées presque innombrables, mais à une variabilité parallèle aux variations climatiques ([4]).

ak) Cérithes éocènes du bassin de Paris : la variabilité y est telle « qu'il semble donc que ce soit à des causes extérieures très générales qu'on doive le déclanchement, si l'on peut dire, de cette mutabilité et l'apparition de caractères nouveaux ([5]) ».

([1]) Russel, *Environmental Studies on the Limpet.* (Proc. Zool. Soc. London, 1907.)

([2]) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den* Cerion *Landschnecken der Bahamas-Inseln.* (Arch. f. Rassen- und Gesellsch.-Biol., Bd IV, 1907, p. 445.)

([3]) Colton, *Some Effects of Environment on the Growth of* Limnaea columella. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1908.)

([4]) Simroth, *Ueber den Einfluss den letzen Sonnenfleckenperiode auf die Tierwelt.* (Verh. d. deutsch. Zool. Gesellsch., 1908, p. 148.)

([5]) Boussac, *Du caractère périodique de la mutabilité chez les Cérithes mésonummulitiques du bassin de Paris.* (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CXLVIII, 1909, p. 1131.)

al) *Ostrea edulis*, au sujet duquel les faits suivants, connus des éleveurs, ont été contrôlés : « Une Huître de 2 ans, prise dans l'Escaut, une autre de 2 ans, prise à Arcachon, sont toutes deux déposées à Whitstable pendant deux ans; après ce temps, elles sont encore reconnaissables par les caractères des deux premières années de leur croissance; par les caractères des deux dernières années de leur croissance, elles se ressemblent exactement et diffèrent des Huîtres tant de l'Escaut que d'Arcachon (1).

am) *Limnaea palustris*, dont la variété *turricula* est déterminée par la nourriture insuffisante et d'autres conditions défavorables (2).

an) Mollusques en général : « L'animal est dans une étroite dépendance de sa manière de vivre, à tel point que l'on peut souvent prévoir la modification qui résulte d'un changement d'habitat, ou d'une modification observée remonter à la cause qui l'a produite (3). »

ao) *Unio*, où la longueur de la coquille dépend de l'intensité du courant (4).

ap) Gastropodes à l'état embryonnaire : leurs caractères sont influencés par la nature du milieu où leur développement s'effectue; il y a des caractères analogues dans le développement de formes très différentes, mais de même régime éthologique; et des différences très grandes entre les embryons ou larves de formes voisines, mais à régime éthologique différent (5).

---

(1) BOURNE, *Contributions to the Morphology of the Group Neritacea of Aspidobranch Gastropoda.* Part I. *The Neritidae.* (PROC. ZOOL. SOC. LONDON, [1908], p. 878, 1909.)

(2) BOLLINGER, *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung.* Bâle, 1909, p. 139.

(3) DOUVILLÉ, *Comment les espèces ont varié.* (COMPTES RENDUS ACAD. SCI. PARIS, t. CLI, 1910, p. 705.)

(4) MARCH, *Studies in the Morphogenesis.* I. *A preliminary Note on the variations in* Unio. (MEM. MANCHESTER LITT. PHIL. SOC., vol. LV, 1911.)

(5) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (LOC. CIT., p. 129.)

aq) *Limnaea*, dont la forme de la coquille révèle l'action modificatrice du milieu ([1]).

ar) Streptoneures rachiglosses (*Sycotypus*, *Fulgur*, *Fusus*, etc.), où : « The size of the initial shell is here clearly determined by the size of the embryo, which, under uniform conditions of environment, varies but very little ([2]). »

as) *Pecten*, où des espèces prennent naissance par l'action des facteurs extérieurs : *P. frigidus* (de l'océan Arctique) et *P. fragilis* (de l'océan Atlantique) sont une même forme différenciée en deux races distinctes, par l'influence de la température (plus basse dans l'océan Arctique, plus haute dans l'océan Atlantique) et par l'isolation ([3]).

at) *Limnaea peregra* qui, dans la profondeur du lac Léman (var. *profunda*), pond moins d'œufs que dans la zone littorale du lac ([4]).

au) *Hyalinia helvetica*, où la longueur du pénis ainsi que les dents varient suivant la localité ([5]).

Cette liste d'extraits pourrait être encore bien étendue. Il suffit toutefois d'y ajouter ci-dessous, en note, l'indication de travaux qui, par leur seul titre déjà, font voir que

---

([1]) STELFOX, *A List of the Land and Freshwater Mollusca of Ireland.* (PROC. R. IRISH ACAD., vol. XXIX, 1911, p. 111.)

([2]) GRABAU, *Studies of Gastropoda. IV. Value of the Protoconch and early Conch Stages in the Classification of Gastropoda.* (PROC. 7th INTERN. ZOOL. CONGR., 1912, p. 754.)

([3]) APPELLÖF, *Ueber die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen.* (VERH. VIII. INTERN. ZOOL. KONGR., 1912, p. 310.)

([4]) ROSZKOWSKY, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (REVUE SUISSE ZOOL., t. XXII, 1914, p. 507.)

([5]) BOYCOTT, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1915, p. 303.)

l'influence du milieu a été reconnue expérimentalement (ils seront repris à propos de l'examen des divers facteurs du monde extérieur) (1).

---

(1) CLESSIN, *Ueber den Einfluss kalkarmen Bodens auf die Gehäusenschnecken*. (KORRESPONDENZBL. ZOOL. MINER. VER. REGENSBURG, Bd XXV, 1871.)

HECKEL, *Note sur l'action du régime colorant par la matière tinctoriale de la Garance* (Rubia tinctoria) *sur les Mollusques Gastéropodes*. (ANN. SOC. ACAD. NANTES, 5e série, t. III, 1873.)

GÉRARDIN, *Notes sur l'influence de l'altération des eaux sur les Mollusques*. (JOURN. DE CONCH., t. XXII, 1874, et aussi COMPTES RENDUS ACAD. SCI. PARIS, juin, 1873.)

BRIDGMAN, *A Variety caused by Locality* (Unio pictorum *var.* compressa). (JOURN. OF CONCH., vol. 1, 1875, p. 70.)

JORDAN, *Einfluss des bewegten Wassers auf der Gestaltung der Muscheln*. (BIOL. CENTRALBL., Bd I, 1881, p. 386.)

TRUE, *Influence of localisation on the growth of shells*. (PROC. PORTLAND SOC. NAT. HIST., vol. I, 1882, p. 126.)

HAACKE, *Ueber Standortsvariationen der sudaustralischen* Littorina unifasciata. (ZOOL. ANZ., Bd VIII, 1885.)

COCKERELL, Limax arborum *and the influence of altitude on coloration*. (ZOOLOGIST, 3e série, vol. X, 1886.)

FONTANNES, *Sur certaines corrélations entre les modifications qu'éprouvent des espèces de genres différents soumis aux mêmes influences*. (COMPTES RENDUS ACAD. SCI. PARIS, t. CIII, 1886, p. 1022.)

KEYES, *On the Attachment of Platyceras to Palaeocrinoïds and its effects in modifying the forms of the shell*. (PROC. AMER. PHIL. SOC., vol. XXV, 1888.)

BALASCHEW, *Influence du milieu extérieur et principalement des dimensions du bassin d'eau sur quelques Mollusques* (en russe). (MÉM. SOC. NATURAL. NOUV. RUSSIE [ODESSA], t. XII, 1887.)

RJABININ, *La forme des Najades influencée par l'eau courante* (en russe). Kharkow, 1889.

DE VARIGNY, *Recherches sur le nanisme expérimental. Contribution à l'étude de l'influence du milieu sur les organismes*. (JOURN. ANAT. ET PHYSIOL., t. XXV, 1894.)

CHAILLOU, *Influence du milieu sur la couleur artificielle d'une coquille fluviatile*. (BULL. SOC. SCI. NAT. OUEST FRANCE, t. V, 1895, p. 98.)

ORMSBEE, *Influence of Environment upon the form and colour of* Helix alternata. (NAUTILUS, vol. X, 1896, p. 63.)

CONKLIN, *Environmental and Sexual Dimorphism in* Crepidula. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1898, p. 435.)

HAWKINS, *Food as influencing varieties in Helices*. (THE NATURALIST [YORK], 1899.)

HEADLEY, *Foreign Oysters acquiring the Characters of natives*. (NATURE, vol LXIV 1901, pp. 126 et 158.) *(Voir suite de la note à la p. 454.)*

3° En dehors de toute hérédité ontogénique, des êtres vivants ont pu se transformer soit :

A. En perdant un appareil organique ; soit

B. En en constituant un nouveau qu'il n'ont jamais possédé auparavant.

Lorsqu'une variation de cette nature se produit à propos de n'importe quel organe, la généralité des cas étudiés montrent que la cause déterminante de la transformation ou variation est *extérieure à cet organe lui-même*. Par exemple :

a) Crête ou saillie sur un cartilage de Céphalopode, due à un muscle inséré sur ce cartilage ; de même sur une coquille de Lamellibranche : « apophyse myophore », *Cucullaea* pour l'adducteur postérieur, et *Septifer* pour l'adducteur antérieur.

Billups, *Adaptation of Mollusks to changed conditions.* (Nautilus, vol. XVI, 1902, p. 112.)

Nordenskjold, *Ueber die Trockenzeitanpassung eines* Ancylus *von Südamerica.* (Zool. Anz., Bd XXVI, 1903.)

Bellini, *L'influenza dei mezzi come causa di variazioni e di dispersioni nei Molluschi.* (Boll. Soc. natur. Napoli, vol. XVIII, 1905.)

Sell, *Einfluss des bewegten Wassers auf die Gestaltung der Muscheln aus der Familie Unionidae Flem.* (Nachr. bl. d. Malakoz. Gesellsch., Bd XXXVIII, 1906.)

Rajat et Péju, *Relations entre les variations de forme et de taille des Mollusques aquatiques et la température du milieu ambiant.* (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., t. XXXV, 1907, p. 562.)

Marcucci, *Su alcune variazione biologiche della* Limnaea biformis (*Küs.*). *Contributo allo studio dell' influenza dell' ambiente nelle sviluppo degli animali.* (Boll. Soc. Zool. ital., 2e série, t. VIII, 1907, p. 29.)

Legendre, *Recherches sur le nanisme expérimental (Limnées).* (Arch. de Zool. expér., 4e série, t. VIII, 1908, p. lxxvii.)

Cooke, *A modification of the form of the shell* (Siphonaria algesirae) *apparently due to locality.* (Proc. Malacol. Soc. [London], vol. IX, 1911, p. 353.)

Ewald, *Ueber Anpassung der Landschnecken an den Standort.* (Schr. Physikal. Gesellsch. Königsberg, Bd LIII, 1912, p. 20.)

Douvillé, *Influence du mode de vie sur la ligne suturale des Cosmoceratites.* (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CLVI, 1913, p. 361.)

Boycott, *Observations on the local variation of* Clausilia bidentata. (Journ. of Conch., vol. XVI, 1919, p. 10.)

b) Valvule dans un vaisseau, due à l'importance ou au sens du courant sanguin (aorte postérieure des Lamellibranches siphonés).

c) Ganglion de « renforcement » sur le trajet d'un nerf, dù à l'extension ou à l'importance plus grande du territoire innervé (notamment à son plus grand développement ou à son fonctionnement plus actif); au point où le nerf donne plusieurs rameaux dont l'importance s'accroît, il y a apparition de cellules ganglionnaires :

α. Ganglions palléaux :

1. Ganglion étoilé des Céphalopodes à manteau nu.

2. Ganglion siphonal des Lamellibranches à siphons bien développés.

3. Ganglion à la base des papilles dorsales de *Janus*.

β. Ganglion pénial des Gastropodes à gros pénis.

γ. Ganglion rhinophorique des Opisthobranches à rhinophore très important.

d) Changement de position et renforcement du muscle adducteur postérieur quand il devient unique chez les Lamellibranches: cette migration est rendue obligatoire mécaniquement vers le centre de la figure de la coquille, par exemple chez *Mytilus latus*, où l'adducteur antérieur est nul et où le postérieur, comparativement aux espèces dimyaires de *Mytilus*, est plus central et ainsi mécaniquement plus efficace. Cette suppression de l'adducteur antérieur agit en même temps sur la forme de la coquille, plus courte proportionnellement que dans les Dimyaires.

e) Accroissement du muscle adducteur antérieur de *Mytilus edulis* (forme *galloprovincialis*), variant du simple au double

(p. 104); or les individus qui le montrent le plus gros sont ceux qui vivent dans les brisants (¹).

f) Rudimentation et même disparition des muscles adducteurs dans les Lamellibranches à coquille interne (*Chlamydoconcha, Scioberetia, Ephippodonta*).

g) Furcation du muscle rétracteur postérieur du pied, dû au développement puissant du byssus (divers Mytilides, p. 136).

h) Rudimentation du pied, par suite de fixation, parasitisme, etc.; exemples : respectivement *Magilus, Crenatula, Gastrosiphon*.

i) Réduction du pénis dans les Gastropodes fixés (*Magilus*, etc.).

j) Diminution du nombre des yeux palléaux au côté fixé (inférieur ou droit) chez les Pectinidae; exemples : 80 à gauche et 12 seulement à droite dans *Amussium pleuronectes*, et même 0 à droite chez deux autres *Amussium* et chez *Pecten (Pseudamussium) groenlandicum* (²).

k) Disparition de la radula dans les Gastropodes suceurs et parasites de divers groupes (Eulimidae, Pyramidellidae, *Thyca*, etc.), réduction du tube digestif chez certains d'entre eux (*Mucronalia variabilis*, p. 154, etc.), ou même tube digestif n'apparaissant pas tant que dure le régime parasitaire (larves d'Unionidae) (³).

(¹) LIST, *Die Mytiliden*. (FAUNA UND FLORA GOLF. NEAPEL, part. XXVII, 1902, p. 162.)

(²) PELSENEER, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique), 1911, p. 31.

(³) FAUSSEK, *Parasitismus der Anodonta-Larven*. (MÉM. ACAD. SAINT-PÉTERSBOURG [CL. PHYS.-MATH.], 8e série, t. XIII, 1905.)

l) Asymétrie entraînée par la fixation sur un côté et particulièrement chez *Anomia*.

m) Amincissement de la valve inférieure dans les Lamellibranches fixés : *Ostrea* (valve inférieure ou fixée plus mince et sans couche prismatique ni couche de substance cimentable).

n) Amincissement de la coquille, lorsqu'elle devient interne : *Limax, Philine, Pleurobranchus, Ephippodonta, Loligo,* etc.

o) Rudimentation de la charnière de certains Lamellibranches, conséquence du régime sédentaire et de l'absence de mouvements des valves : formes perforantes, etc. (exemples : *Lithodomus, Gastrochaena, Pholas*, etc.).

p) Accroissement considérable du velum et lobation profonde de cet appareil dans les espèces à vie larvaire pélagique prolongée : « *Mac Gillivrayia* » (larve de *Dolium*) ; « *Sinusigera* » *perversa* (larve de *Triforis*, qui reste pélagique jusqu'à ce que la coquille possède 8 à 9 tours de spire).

q) Perte de la phase larvaire nageuse chez les formes devenues supralittorales : *Purpura lapillus, Littorina obtusata, Cenia cocksi*, etc.

r) Réduction du nombre et augmentation du volume des œufs (et modification corrélative de la conformation de la glande génitale) dans certaines espèces où le jeune éclôt avec la forme de l'adulte (*Cenia*), etc.

---

(1) Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur l'organisation de l'Anomie* (Anomia ephippium). (Ann. Sci. nat. [Zool.], 4e série, t. II, 1854, pp. 1, 23, etc.) (« Parmi les causes qui entraînent le plus fréquemment ces transformations, on peut placer les conditions biologiques. Que nous en saisissions ou non le but, elles jouent un grand rôle dans la modification des types » : il est intéressant de relever cette conviction exprimée, il y a plus d'un demi-siècle, avant l'apparition de l'*Origine des espèces*, par un auteur qui a soigneusement étudié l'organisation d'un grand nombre de formes diverses de Mollusques.)

Mais toute variation d'un organisme n'est qu'une variation d'un ou de plusieurs organes ; conséquemment, la cause prépondérante de la variation des organismes doit être une cause extrinsèque.

Pour beaucoup de cas où l'on a bien examiné comparativement la variation et les facteurs du milieu ambiant, on a reconnu, en effet, dans ces derniers, la cause déterminante de maints exemples de variation.

4° Ce sont surtout des variations continues que l'on a trouvées très souvent en rapport avec une des conditions continues du milieu. Tandis que les variations d'apparence brusque ou discontinue n'ont pas montré aussi clairement une cause extérieure normale durable. Toutefois, certaines d'entre elles ont pu être rapportées comme déterminées aussi par des facteurs extérieurs du milieu et la preuve que ces variations discontinues ne sont probablement jamais dues à une modification originelle du « germe », c'est que chaque fois qu'on peut leur reconnaître une cause démontrale, c'est une cause externe. Ainsi :

A. Pour les Cérithes éocènes, on voit qu'ils présentent des périodes relativement courtes de « mobilité », coïncidant avec des changements dans les conditions d'existence (avec la limite entre deux étages successifs), périodes pendant lesquelles ils offrent des variations de l'ordre des « mutations » (c'est-à-dire discontinues), déterminées ainsi par le milieu (1).

B. Et si, quand on observe une variation d'apparence discontinue, rien ne *paraît* changé dans les conditions *générales* du milieu, c'est une preuve que cette variation a eu une cause toute temporaire, de courte durée, agissant le plus souvent locale-

---

(1) Boussac, *Du caractère périodique de la mutabilité chez les Cérithes mésonummulitiques du bassin de Paris.* (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CXLVIII, 1909, p. 1130.) — Boussac, *Essai sur l'évolution des Cérithidés dans le mésonummulitique du bassin de Paris.* (Ann. paléontol., t VIII, 1912.)

ment et à courte distance ; la démonstration s'en trouve notamment dans les exemples suivants :

a) Hétéromorphose : Une variation brusque peut prendre naissance à la suite d'un traumatisme (cause de courte durée agissant au contact) lorsqu'il se produit une régénération irrégulière ou hétéromorphose ; si l'on ampute un œil avec ses

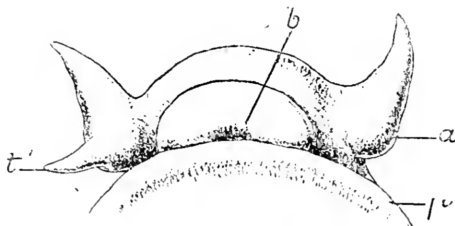


Fig. 268. — *Patella vulgata,* tête d'un individu auquel l'œil droit a été amputé avec ses élements nerveux sous-jacents, et en remplacement duquel il s'est constitué un tentacule accessoire ; vue ventrale, six semaines après l'ablation. *a*, œil gauche (la ligne pointillée représente l'étendue de la région extirpée à droite) ; *b*, bouche ; *p*, pied ; *t'*, petit tentacule régénéré en place de l'œil. — Original.

éléments nerveux sous-jacents, chez *Patella vulgata* (opération d'ailleurs malaisée), il est régénéré non pas un œil, mais un tentacule supplémentaire [1] (fig. 268).

b) Réduplication d'un organe unique : à la suite d'une mutilation (cause violente et de courte durée), il repousse quelquefois un deuxième œil, ou même un deuxième et un troisième, avec le premier chez *Arion empiricorum* [2], chez *Succinea putris*, etc. [3].

---

(1) Cette hétéromorphose est tout à fait comparable à celle que l'on connaît chez certains Crustacés (*Palinurus, Penaeus*), où l'ablation d'un œil avec son ganglion entraîne la régénération d'une antenne : phénomène dont on a rencontré des exemples naturels (*Palinurus penicillatus* : Milne Edwards, *Sur un cas de transformation du pédoncule oculaire en une antenne observé chez une Langouste* [Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. LIX, 1864, p. 751] ; et Howes, *Proc. Zool. Soc. London*, 1887, p. 469).

(2) König, *Arch. Mikr. Anat.*, Bd LXXXVI, 1913, p. 293.

(3) Rieper, *Ann. Soc. Zool. et Malacol. Belg.*, t. XLVII, 1913, p. 173.

c) Si à un *Nassa reticulata* qui est né et a grandi avec un tentacule pareil à l'autre quant à la taille, mais dépourvu d'œil, on vient à amputer cet appendice, celui-ci repousse portant un œil de la constitution normale (observation personnelle).

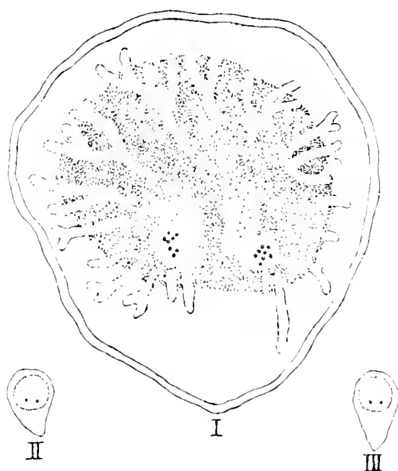


Fig. 269. — *Leptoplana tremellaris*, un fragment circulaire extirpé avec le système nerveux central, après régénération : I, au bout de huit jours (fort grossi) ; II, au bout de trois semaines ; III, au bout de cinq semaines ; vue dorsale. — Original.

d) Il y a aussi plus ou moins reconstitution de l'équilibre entre la forme extérieure et les conditions de milieu ; quand la forme est altérée par un traumatisme, elle se rétablit automatiquement par une croissance spéciale, pendant laquelle l'autre croissance paraît suspendue. Ainsi en est-il, par exemple, pour une partie du corps enlevée chez *Leptoplana tremellaris*, où la forme déterminée par la résistance du milieu au mouvement est reconstituée par cette même influence ; un disque circulaire amputé (renfermant le système nerveux central) reprend en grandissant, au bout de peu de temps, la forme normale de la Planaire (fig. 269).

C. Cas de tératogenèse : chaque fois que l'on a pu expérimenter, on a reconnu que les variations tératologiques ne préexistent pas à la fécondation; elles résultent d'une perturbation survenue après elle, au cours du développement d'un embryon d'abord parfaitement régulier. Exemples :

a) Les monstres doubles de Gastropodes soudés ensemble dans une coque à deux (ou plusieurs) œufs, ne s'observent jamais dans d'autres coques normales de la même ponte, où deux embryons ne peuvent pas presser l'un contre l'autre (p. 333).

b) Les jeunes *Littorina rudis,* monstrueux par leur enroulement irrégulier ou leur spire déroulée (fig. 265), sont ainsi conformés par suite des secousses continuelles que leur font subir les mouvements désordonnés et rapides des Infusoires *Protophrya ovicola*, parasites de l'oviducte maternel où les œufs évoluent et éclosent (p. 343). Et l'action des facteurs extérieurs « anormaux » du milieu, déterminant des développements tératologiques, est une preuve de l'action régulière des facteurs normaux dans le développement normal; en dernier ressort, c'est le monde extérieur qui décide celle des différentes formes de développement — normal ou anormal — qui sera réalisée.

5° A côté de ces quelques variations d'apparence discontinue, dont la cause extérieure de courte durée est indiscutable, il y a une multitude de variations continues pour lesquelles apparaît l'action d'une cause extérieure durable ou prolongée; les quelques particularités suivantes peuvent servir d'exemple pour montrer l'influence des facteurs extérieurs :

A. La variation des caractères externes — ou des parties plus exposées — plus grande que celle des caractères internes, moins directement en rapport avec le milieu ambiant (p. 407) : multiples exemples et notamment *Pecten,* plus variable dans sa valve supérieure (gauche) que dans sa valve fixée (p. 409).

B. La variabilité plus grande des espèces à habitat étendu ou varié et leur variabilité différente en différents points : si chaque espèce n'avait, en effet, qu'une variabilité prédéterminée, indépendante du milieu et purement et exclusivement intrinsèque, cette variabilité serait nécessairement la même dans toutes les localités. L'expérience montre, au contraire, qu'une espèce n'est pas également variable en tous les points de son habitat, et notamment que ses individus varient le plus dans les régions où les conditions d'existence sont elles-mêmes le plus variées (pp. 415 et 416, où sont citées diverses espèces examinées à ce point de vue, telles que *Helix pyramidata. Pyramidula alternata, Nassa obsoleta, Pecten irradians*) ([1]).

C. L'existence de races géographiques ou locales : c'est un fait bien connu depuis longtemps que « certaines variétés sont localisées dans certaines stations ([2]) ». L'importance de la diversité des conditions locales se montre dans cette rencontre d'une variation particulière en un endroit spécial seulement, sans que l'on puisse toujours, dès maintenant, bien en préciser le facteur déterminant. On a surtout constaté la chose jusqu'ici pour les caractères conchyliologiques (et il n'en sera rappelé ici qu'un petit nombre d'exemples) ; mais il en est de même pour les caractères morphologiques de la constitution interne, dans toute espèce d'organes :

a) Les jeunes Huîtres anglaises, introduites dans la Méditerranée, y montrent un changement dans leur mode de croissance ;

([1]) « ... the more varied environment which tends to make some shells deviate in one way and others in another ». (DAVENPORT, *A Comparison of some Pectens of the East and the West Coasts of the United States.* [MARK ANNIVERSARY VOLUME, 1903, p. 132].)

([2]) COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* (LOC. CIT., p. 183.)

elles forment des rayons divergents proéminents comme dans les natives méditerranéennes (1).

b) *Pecten (Hinnites) pusio*, fixé par sa valve droite, est aussitôt déformé dans l'Océan, tandis qu'il reste non déformé dans une mer sans marée : la Méditerranée (2).

c) Une même espèce marine à distribution bathymétrique étendue présente une coquille pâle dans la profondeur (vers 1,000 mètres), tandis que celle-ci sera d'une coloration plus foncée vers la surface; exemple : *Pecten opercularis* (3).

d) Une même espèce possède à l'état adulte une coquille d'épaisseur et de poids différents, suivant les localités ou le milieu; exemples, de formes marines : *Voluta ancilla* (p. 42), de formes terrestres : *Helix* et même *Limax arborum* (p. 42).

e) Une même espèce, au même âge, présente une taille très différente suivant la localité : *Limnaea truncatula* atteint 12 millimètres au bord des mares et 6 millimètres seulement au bord des rivières (4); *Helix nemoralis* du Boulonnais est une fois plus grand dans la falaise qu'ailleurs (5); parmi les Lamelli-

---

(1) Coste, *Bull. Soc. Acclimat. Paris*, t. VIII, p. 251. — Un phénomène analogue — presque réciproque — a été constaté lorsque des Huîtres étrangères sont introduites en Angleterre : Tabor and Headley, *Foreign Oysters acquiring the caracters of natives*. (Nature, vol. LXIV, 1901. pp. 126 et 158, et le cas cité plus haut [p. 451], d'après Bourne, 1909.)

(2) Daniel, *Faune malacologique terrestre fluviatile et marine des environs de Brest (Finistère)*. (Journ. de Conch., t. XXXI, 1884, p. 945.)

(3) Locard, *Mollusques testacés et Brachiopodes*, in Résultats scientifiques de la campagne du « Caudan », fasc. I, p. 208. (*Ann. Univ. Lyon*, 1896.) — Locard, *L'influence du milieu sur le développement des Mollusques*. (Mém. Soc. Agric. Hist. nat. Lyon, 1892, p. 83.)

(4) Bouchard-Chantereaux, *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans le département du Pas-de-Calais*. (Mém. Soc. Agric. Sci. et Arts Boulogne-sur-Mer, 1836, p. 214 [1837].)

(5) *Ibid.*, p. 176.

branches marins, *Cuna (Carditella) delta* est plus grand en Nouvelle-Zélande qu'en Australie (1).

f) Une même espèce offre, dans des régions différentes de son habitat, des caractères coquilliers différents ; exemples parmi les Gastropodes : *Littorina littorea,* plus ventru sur la côte Est de l'Amérique du Nord qu'en Grande-Bretagne (2) ; *Io spinosa,* lisse dans la partie initiale (en amont) de *toutes* les rivières, épineuse dans la partie en aval (3) ; *Neothauma tanganyicense,* caréné (à carène très marquée) dans le Sud du lac Tanganyika, à tours arrondis dans le Nord (4) ; *Achatina fulica,* introduit de Madagascar à Maurice, Bourbon, aux Seychelles, ainsi qu'à Ceylan, présentant un ombilic largement ouvert dans l'île Maurice et aux Seychelles, tandis qu'il est fermé ailleurs (5).

g) Localisation de races inverses : une race dextre de *Clausilia leucostigma* (6), une autre de *C. straminicollis,* également en Transylvanie (exclusivement dextre d'un côté du ruisseau, Bielz) ; une race à enroulement d'un sens dans une vallée, alors que dans une autre vallée l'enroulement est inverse chez *Partula otaheitana* (7) ; ou encore apparition périodique d'individus inverses d'une espèce au même endroit : *Limnaea peregra,* près de Hesleden (Durham), dans une même petite mare, de 1875 à 1903 (8).

---

(1) HEDLEY, *Additions to the marine Molluscan Fauna of New Zealand.* (RECORDS AUSTRAL. MUS. [SYDNEY], vol. V, 1904, p. 87.)

(2) BIGELOW, Littorina littorea *as material for the Study of Variation.* (AMER. NATUR., vol. XXXVII, p. 181.)

(3) ADAMS, *Variation in Io.* (PROC. AMER. ASSOC. ADVANC. SCI., vol. XLIX, 1900, p. 13.)

(4) MOORE, *The Tanganyika Problem.* London, 1903, p. 149.

(5) PILSBRY, *Manual of Conchology,* série II (Pulmonés), vol. XVII, p. 56.

(6) FLACH, *Ueber eine rechtsgewundene Rasse der* Clausilia (Papillifera) leucostigma *Rossm.* (MITT. NATURWISS. VER. ASCHAFFENBURG, Bd VI, 1907, p. 75.)

(7) MAYER, *Some species of* Partula *from Tahiti. A Study in Variation.* (MEM. MUS. COMPAR. ZOOL., vol. XXVI, 1902, pp. 123 et 133.)

(8) TRECHMAN, Limnaea peregra, monstr. sinistrorsum, *in Durham.* (THE NATURALIST, 1906, p. 113.)

h) Individus (ou même races) différemment colorés, suivant les stations : *Aplysia punctata*, de couleur différente suivant l'endroit, jaune brunâtre, jaune pourpré ou vert brunâtre ([1]); les deux seuls exemplaires albinos connus de *Limax maximus* ont été recueillis à douze années d'intervalle, dans la même localité, Savigny-sur-Orge (p. 148); sept individus albinos de *Planorbis corneus* ont été pris en deux ans, tous à une seule place des environs de Gand, dans les deux fossés bordant le même chemin, et la première fois deux individus au même endroit très peu distant du point où les cinq autres ont été rencontrés l'an d'après dans le fossé opposé, exposé à la dessiccation. La localité (influence du milieu) apparaît déjà comme cause déterminante; et, d'autre part, l'expérience (voir V^e partie: Hérédité) a montré que le caractère n'est pas héréditaire; et, en outre, tous les individus n'étaient pas du même âge et ne pouvaient pas tous provenir d'une même ponte. C'est donc plusieurs fois que la même influence s'est fait sentir par la production d'exemplaires albinos dans le même endroit (observations personnelles).

i) Les *Octopus* et *Eledone* à bras branchus ont été rencontrés dans la Méditerranée, fréquemment et presque exclusivement aux environs immédiats de Gènes (pp. 137 et 139).

j) Des individus d'une même espèce, mais de régions différentes, peuvent montrer des nombres différents de rangées transversales et longitudinales de dents radulaires; par exemple : *Pleurophyllidia pustulosa*, avec 48 à 51 rangs de 141 dents dans la Méditerranée et avec 38 rangs de 63 dents à Arcachon (Océan) ([2]);

([1]) Vayssière, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille*, part. I. (Ann. Mus. Marseille [Zool.], t. II, 1885, p. 105.)

([2]) Cuénot, *Contributions à la faune du bassin d'Arcachon*. VII. *Pleurophyllidiens*. (Bull. Stat. Biol. Arcachon, 16e année, 1914, p. 31.)

Hyalinia glabra avec un nombre de dents marginales plus grand à Finchley et Bettws qu'à Anglesea et à Northampton (1) ; *H. helvetica* montrant des variations topographiques pour la radule dans les quatre régions suivantes : Surrey, Gloucestershire, Carnavonshire et Cheshire, avec des dispositions caractéristiques dans chacun des quatre cas (2) ; *Eulota sphinctostoma* avec les rangées transversales plus nombreuses chez l'adulte près de Kochi que à Tokyo (3).

k) La disposition des circonvolutions intestinales varie chez *Acanthochiton fascicularis* suivant la localité (p. 153, fig. 97).

l) *Pecten glaber* possède normalement une glande génitale divisée en deux régions — mâle et femelle — bien distinctes; des exemplaires ont cependant été rencontrés avec des ilots de glande femelle au milieu de la glande mâle, exclusivement aux environs de Cette, par plusieurs auteurs (4), et pas ailleurs (Mahon, par exemple) (5).

m) *Helix nemoralis* des falaises du Boulonnais, contrairement à ceux des autres stations, présente des organes de la génération colorés en noir (6).

---

(1) Moss and Boycott, *Observations on the Radulas of* Hyalinia draparnaldi, cellaria, alliaria *and* glabra. (Journ. of Conch., vol. XII, 1908, p. 159.)

(2) Boycott, *The Radular Characteristics of* Hyalinia helvetica *from different localities*. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1914, p. 303.)

(3) Jacobi, *Japanische beschalte Pulmonaten*. (Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, vol. XII, part. 1, 1898, p. 34.)

(4) Humbert, *Note sur la structure des organes générateurs chez quelques espèces du genre* Pecten. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 3e série, t. XX, 1853, p. 333.) — Lacaze-Duthiers, *Recherches sur les organes génitaux des Acéphales Lamellibranches*. (Ann. Sci. nat. [Zool.]. 4e série, t. II, 1854, p. 210.)

(5) Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 210.

(6) Bouchard-Chantereaux, *loc. cit.*, p. 176.

n) Le nombre des vésicules multifides (glandes muqueuses) de l'appareil génital varie chez *Helix fruticum* suivant la région; il est d'autant plus petit que la station est plus méridionale (3 paires dans le Nord de l'Europe, 2 aux environs d'Innspruck, 1 seule en Italie) (p. 239).

o) Le diverticulum du receptaculum seminis est plus ou moins fréquent chez *Helix pomatia*, suivant la provenance des individus; sur 25 % des spécimens des environs de Paris, 50 % de ceux de Roumanie et la presque totalité de ceux du Banat (p. 236).

D. Les observations faites sur les espèces nouvellement immigrées ou importées constituent un autre argument à l'appui de l'action modificatrice du milieu. Quand une espèce de Mollusque (*Littorina*, *Urosalpinx*, *Helix* divers, etc., voir IIIe partie, p. 418) immigre dans un pays éloigné ou différent, elle s'y montre beaucoup plus variable (non adaptée) que dans sa patrie originelle; ici elle était depuis longtemps en équilibre avec les conditions d'existence de son milieu.

E. Les divers phénomènes de convergence ou ressemblance adaptative sont autant de preuves de la cause extérieure des variations adaptatives. On sait, en effet, que des formes d'organisation très différente peuvent affecter une conformation extérieure analogue trompeuse, due à des conditions de milieu identiques. Il peut y avoir ainsi convergence par le parasitisme, par la vie pélagique, par la vie dans les brisants, etc.

Le plus joli exemple de ce dernier cas est celui de deux formes non parentes : *Patella* (Streptoneure) et *Siphonaria* (Pulmoné), montrant la convergence par la forme de leur coquille conique et aplatie, et soumis aux mêmes conditions d'existence, dans les brisants.

Cette convergence peut aller jusqu'à une ressemblance telle qu'elle produit la confusion de deux espèces différentes : *Xesta*

cumingi paraît « mimer » *Helicarion tigrinus* de la même région, et *Xesta mindanensis* en fait autant pour un *Rhysota sp.* (1) ; un Hélicide indéterminé (Pulmoné) est si semblable par la taille, la forme, la couleur et l'ornementation à *Aphanoconia merguiensis* (Streptoneure terrestre) de la même localité (îles Andaman), qu'il est pris pour lui tant qu'on se borne à examiner la coquille (2).

A côté de la convergence chez les adultes, on peut encore noter une convergence dans les stades larvaires du même régime éthologique ; par exemple, les larves de Néoméniens, de Dentale, de Protobranches (*Yoldia*, etc.), de Gymnosome, toutes pourvues de cercles ciliés parallèles.

Sans présenter une convergence dans l'ensemble de leurs caractères extérieurs, diverses espèces d'un même milieu ou d'une même région peuvent offrir une ressemblance par un de ces caractères, notamment la couleur de la coquille. Ainsi, les coquilles de nombreux Mollusques marins de la côte pacifique de l'Amérique méridionale sont d'une teinte noire uniforme (3). Il y a de fréquents exemples de coïncidence de diverses espèces rencontrées au même endroit avec une coquille albine : *Helix hortensis*, *H. rotundata*, *H. obvoluta*, *H. lapicida*, *Clausilia laminata*, dans une même station près d'Hastière (4); *Arion hortensis*, *Helix rotundata*, *Hyalinia cellaria*, près de Hele Bay (Ilfracombe) (5); 14 espèces terrestres et 5 espèces fluviatiles aux environs de Lewes (Surrey) (6). Ou bien, en un même endroit,

---

(1) SEMPER, *Die natürliche Existenzbedingungen der Thiere*, Theil II, p. 241, 1880.)

(2) BOURNE, *Contributions to the Morphology of the Group Neritacea of Aspidobanch Gastropods*. Part II. *The Helicinidae*. (PROC. ZOOL. SOC. LONDON, 1911, p. 801.

(3) FISCHER, *Remarques sur la coloration générale des coquilles de la côte occidentale d'Amérique*. (JOURN. DE CONCH., t. XXIII, 1875, p. 105.)

(4) VAN DEN BROECK, *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t. VII, 1873, p. LXV.

(5) TOMLIN, fide TAYLOR, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, p. 91.

(6) MORRIS, *Journ. of Conch.*, vol. VII, p. 191.

certaines espèces ont montré un grand nombre d'individus albins : *Ancylus fluviatilis*, *Limnaea peregra* (60 exemplaires en peu de temps à une même place et pas un seul l'année suivante), *Clausilia laminata* (15 °/₀ d'albins, et pas autant l'an d'après) (1).

Des convergences de ce genre ou variations concordantes ont aussi été observées dans des Mollusques fossiles d'un même gisement, par exemple les *Unio bielzi* et les *Limnocardium cucestiense* (2) présentent le même développement des crochets proéminents, fort recourbés et très inclinés en avant, et des dents antérieures de la charnière, grosses et saillantes (Levantin d'eau saumâtre : Néogène).

F. Outre les variations qui sont, chez les *adultes*, en relation avec des changements dans le milieu, on observe aussi des variations de ce genre chez des larves, des embryons et jusque dans les premières cellules résultant de la segmentation de l'œuf (3).

C'est ainsi qu'on observe :

a) Dans la nature, des phénomènes correspondants aux exemples de pœcilogonie rencontrés assez fréquemment dans d'autres Invertébrés (Crustacés notamment, suivant la station ou la saison) (4), phénomènes qui montrent une divergence locale

---

(1) Clessin, *Ueber Missbildungen der Mollusken und ihrer Gehäuse*. (22 Jahresber. nat. hist. Ver. Augsburg, 1873, p. 50.)

(2) Fontannes, *Sur certaines corrélations entre les modifications qu'éprouvent des espèces de genres différents soumis aux mêmes influences*. (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CIII, 1886, p. 1022.)

(3) On sait d'ailleurs que les cellules cultivées hors de l'organisme présentent des variations de ce genre, et que, notamment, en se multipliant dans les cultures, elles prennent des caractères différents suivant le milieu. (Champy, *Le sort des tissus cultivés en dehors de l'organisme*. [Rev. gén. des Sci., t. XXIV, 1913, pp. 790 et suiv.].)

(4) *Palaemonetes* (Giard, Boas, Sollaud); *Daphnies* (Grobben, Ishikawa, Gross, Wesenberg-Lund).

ou temporaire de la même espèce, dans des conditions différentes pour les pontes ou stades larvaires ; ainsi :

1. Pour les pontes, il peut y avoir différence suivant l'âge ou la taille chez *Doris (Staurodoris) verrucosa* d'Arcachon : les petits individus pédogénétiques, de 10 à 12 millimètres de long, pondent des rubans à coques uniovulées, tandis que les grands individus de 30 à 70 millimètres pondent des rubans pluriovulés (de 2 à 5 œufs) [1] ; d'autre part, il peut y avoir variation suivant la station chez *Succinea putris* et chez *Pyramidula strigosa*, exemples qui seront repris plus loin à propos du facteur déterminant, respectivement Humidité et Température.

2. Pour les larves, chez divers Streptoneures et notamment plusieurs Rachiglosses, surtout chez *Fusus bifrons*, la « protoconque » (coquille larvaire) est très développée dans la forme « *paucicostata* », tandis qu'elle est rudimentaire dans la forme typique [2] ; des espèces voisines appartenant à un même genre font voir cette « hétérostylie » de la coquille plus nettement encore, quand leur développement se poursuit dans des condition différentes ; ainsi *Purpura lapillus*, à développement intracapsulaire, n'a pas de protoconque distincte des tours suivants, tandis que *P. haemastoma* et *P. sertata*, à larves pélagiques, ont une protoconque toute différente du reste de la coquille (voir plus loin le facteur : « Étendue du milieu »).

Chez *Chiton polii*, des différences s'observent suivant que les larves sont examinées à Marseille ou à Sébastopol :

α. Celles de Marseille perdent le velum et rampent sur le fond dès quelques heures après leur sortie de l'œuf; celles des

---

(1) Cuénot, *Contribution à la faune du bassin d'Arcachon*. III. *Doridiens*. (Bull. Soc. Sci. et Stat. Biol. Arcachon, 1904, p. 13.) J'ai constaté un phénomène analogue dans *Eolis papillosa*.

(2) Sturany, *Zoologische Ergebnisse, Exped. Pola in das Roten Meer*. (Denkschr. K. Akad. Wien [Math.-Nat. Cl.], Bd LXXIV, 1903, p. 220, pl. *i*, fig. 3*a* et 4*a*.)

environs de Sébastopol ont le velum qui persiste beaucoup plus longtemps (1).

β. Les larves ayant perdu leur velum ont, à Marseille, 4 ou 5 cellules en longueur par segment, formant plaque ou valve; tandis qu'à Sébastopol, elles en montrent de 12 à 16 (2).

γ. La huitième ou dernière plaque (postérieure) de la coquille apparaît beaucoup plus vite à Sébastopol (3).

b) En captivité, les variations sont plus nombreuses; or, dans la nature, les circonstances éthologiques sont plus régulières et constantes, tandis que l'élevage en captivité (où il y a plus d'anomalies) présente aussi des conditions extérieures plus variables et souvent défectueuses et défavorables. Il a été reconnu ainsi que les formes anormales dans le développement de *Crepidula* et de *Urosalpinx* sont dues à des causes extérieures (4).

Ce fait qu'il y a plus de variations embryonnaires en captivité que dans la nature, est preuve que les modifications dans les conditions extérieures en sont la cause déterminante; et d'ailleurs, certaines de ces anomalies ontogéniques peuvent être provoquées ou reproduites expérimentalement (voir plus loin : II. Facteurs du milieu extérieur).

Et si des causes extérieures anormales, souvent temporaires,

---

(1) KOWALEVSKY, *Embryogénie du* Chiton Polii. (ANN. MUS. MARSEILLE [ZOOL.], 1883, t. I, p. 31.)

(2) *Ibid.*, p. 35.

(3) *Ibid.*, p. 36.

(4) « These abnormal forms were the result of unfavorable conditions, such as imperfect aeration, varying density of sea water, or rough mechanical treatment » : CONKLIN, *The Embryology of* Crepidula (JOURN. OF MORPHOL., vol. XIII, 1897, p. 32); et « The abnormal forms are the result of unfavorable environment, e. g., lack of oxygen, presence of bacteria, mechanical pressure, etc. » : *Ibid.*, p. 33. — Des remarques concordantes ont été faites chez bien d'autres Invertébrés, par exemple : *Limulus* (PATTEN, *Zool. Anz.*, Bd XVII, p. 72); Oursins et Phallusies (PETER, *Archiv Entwickl.-Mech.*, Bd XLI, 1911); *Cucumaria* (APPELLÖF, *Verh. VII intern. Zool. Congr.*, 1912, p. 305).

peuvent apporter un changement à l'évolution embryonnaire, c'est une preuve que, à fortiori, des facteurs normaux et constants doivent exercer une action directrice sur cette évolution ; en d'autres termes — réciproquement à la récapitulation de la phylogénie par l'ontogénie — l'influence du milieu sur le développement ontogénique est une preuve qu'il a exercé son influence sur l'évolution phylogénique, c'est-à-dire sur la transformation des espèces au cours du temps.

G. Seules les conditions constantes du milieu peuvent produire des variations de sens déterminé ou « orientées », dont il a été énuméré un très grand nombre (II[e] partie, p. 385), tant parmi celles de l'époque actuelle que parmi les variations paléontologiques. Ainsi :

a) Variation augmentant le nombre des denticules de la dent radulaire médiane de *Nassa reticulata* (fig. 104 à 107) ; la multiplicité des denticules est une réaction à une proie qui résiste au déchirement.

b) Variation augmentant le nombre des digitations palléales de *Physa fontinalis* (fig. 17, p. 77) ; ces digitations sont des languettes recouvrant ensemble, lorsqu'elles sont en extension, plus ou moins complètement le sommet et le bord d'une coquille fragile ; ce sommet peu aigu et ce bord peu bombé sont d'autant plus parfaitement couverts que le nombre de ces digitations est plus considérable : réaction du bord du manteau aux contacts dangereux.

c) Variation simultanée, dans une même direction, des *Paludina*, *Melanopsis*, *Neritina* de Cos, explicable seulement par le fait qu'elle est due à des facteurs constants du milieu (1).

---

(1) Neumayr, *Ueber den geologischer Bau der Inseln Cos*. (Denkschr. Akad. Wien [Math.-Naturw. Kl.], Bd XL, 1880.)

H. Il y a une relation fréquente entre la disparition d'espèces ou de groupes déterminés, et les limites des époques géologiques, c'est-à-dire avec les moments où des changements importants se sont produits dans les conditions d'existence. Celles-ci ont donc joué un rôle considérable dans cette extinction (on connaît les exemples des Ammonites, Bélemnites, Rudistes, etc.).

I. Mais l'influence du milieu se manifeste de plusieurs façons ; et à côté de la façon positive (productrice de variations), il y a aussi la façon négative, par laquelle elle prohibe la conservation de nombreuses variations (brusques congénitales). De jeunes individus « trop variés », mal appropriés au milieu, disparaissent à l'état larvaire ou même embryonnaire, ou bien retournent au type par atténuation progressive de leur variation trop ample (voir respectivement pp. 401 et 402).

Dans ce cas, le phénomène est dû au milieu non varié, exerçant une action régulatrice ; et il y a là une nouvelle adaptation éliminant les écarts trop brusques [1] ; et l'atténuation progressive des variations congénitales non adaptatives, depuis la naissance jusqu'à l'état adulte, se poursuit dès que s'exerce l'influence régulatrice du milieu.

C'est encore par une action analogue du milieu que disparaissent des variations même plus faibles, lorsque les conditions viennent à changer avant que ces variations soient assez profondément empreintes ; ce retour au type a été constaté dans diverses « variétés » de *Limnaea*, lorsque leurs pontes ou embryons sont remis dans le milieu primitif avant que la race

(1) Comme l'a démontré l'analyse biométrique des *Clausilia laminata :* WELDON, *Study of natural Selection in* Clausilia laminata. (BIOMETRIKA, vol. I, 1901, p. 109.) — Ce qui le confirme aussi, c'est la constatation générale que les variations sont bien plus nombreuses dans le jeune âge que chez l'adulte (voir p. 419).

ait pu se modifier profondément dans un assez grand nombre de générations successives (V^e partie, Hérédité) ([1]).

J. Enfin l'influence du milieu apparaît encore en n'agissant pas, ou mieux en ne produisant pas de modifications, lorsqu'il n'y a pas de modification dans le milieu lui-même restant toujours constant. Plusieurs espèces de Pulmonés terrestres de Madère en sont un exemple caractéristique bien connu : il n'y a pas de modification sur place, entre les individus fossiles et les actuels, alors que pour une même espèce, dans tout l'archipel, il y a des modifications actuelles d'une île à l'autre ([2]) ; il en est de même pour les Mollusques éteints et vivants des eaux saumâtres du bassin Aralo-Caspien. On connaît aussi l'identité des générations successives des formes dont le développement excessif a été favorisé par les conditions de milieu spéciales, très uniformes sur une grande étendue (bancs de *Rangia cyrenoides* de la Louisiane, etc.) ([3]). Et il a été remarqué que la

---

([1]) Ces variations-là sont des phénomènes évolutifs pour lesquels il n'y a donc *pas encore* irréversibilité. Par contre, quand la modification a été profonde, l'irréversibilité est manifeste ; et lorsqu'un organe ou caractère perdu semble réapparaître, on constate toujours qu'il y a simplement analogie et non homologie. On peut en trouver des exemples dans tous les groupes de Mollusques :

a) Lamellibranches : quand un pied « plantaire » se montre dans une subdivision qui n'en possède pas normalement (certains *Tellina, Modiolarca, Pecten* non fixés, etc.), il n'est pas homologue au pied plantaire primitif des *Nucula ;* en effet, la plante est alors secondairement acquise et se trouve tout entière en avant du byssus, contrairement à *Nucula* où l'appareil byssogène et son pore sont dans la plante même ;

b) Gastropodes : quand une « branchie » se montre dans un groupe qui en est normalement dépourvu (Pulmonés, Nudibranches), elle n'est point homologue au cténidium primitif des autres Gastropodes : tel est le cas pour la branchie intrapulmonaire de *Siphonaria*, pour la branchie extrapulmonaire de *Planorbis, Bulinus,* et pour les branchies des Doridiens ;

c) Céphalopodes : quand une coquille externe se montre dans un groupe qui en est normalement dépourvu, elle n'est pas homologue à la coquille palléale originelle de ces Mollusques : telle est la coquille d'origine pédieuse des *Argonauta* femelles.

([2]) Wollaston, fide Darwin, *Origine des espèces,* traduction Royer, p. 64.

([3]) Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme de Mollusques de France.* (Loc. cit., p. 182.)

coquille embryonnaire de maints Streptoneures, dans des conditions uniformes de milieu, ne présente guère de variations (1).

Il n'a pas lieu de multiplier ces exemples ; on peut renvoyer simplement à la liste bibliographique insérée page 453 et surtout aux multiples indications données ci-après, à propos de l'action des divers facteurs du milieu. Toutes ces observations réunies confirment l'influence modificatrice des conditions du milieu ; on peut donc voir dans les facteurs extérieurs les agents essèntiels de variation et de différenciation.

S'il n'est pas encore démontré que toutes les variations sont lamarckiennes, il est néanmoins manifeste qu'un très grand nombre d'entre elles le sont ; et au moins toutes celles auxquelles on a pu reconnaître une cause démontrable. Et si l'on ne trouve pas un seul exemple de variation déterminée exclusivement par une cause interne véritable et démontrable, et si, d'autre part, on rencontre de multiples exemples de variations engendrées par des facteurs ou causes externes, il sera permis de considérer comme vraisemblable que la généralité des variations doivent leur origine à des causes de cette dernière nature, car un principe expliquant clairement le plus de cas a beaucoup de chances d'être le plus général.

L'influence du milieu découle d'ailleurs fatalement du phénomène d'assimilation pendant le développement et la croissance individuels ; l'adulte pesant *n* grammes ou kilogrammes, provient de l'œuf pesant *m* milligrammes, grâce à l'apport de substances tirées entièrement du milieu extérieur. Et la structure de l'œuf fécondé ou du très jeune embryon possédant, comme on dit, « à l'état latent » tous les caractères de l'organisme adulte, ne contient cependant rien qui puisse déterminer irrésistiblement le processus de son développement.

---

(1) Grabau, *Studies of Gastropoda*. IV. *Value of the Protoconch and early Conch Stages in the classification of Gastropoda*. (Proc. 7th intern. Zool. Congr., 1912, p. 754.)

En effet, de même que les autres tissus (par exemple en cas de régénération), l'œuf en segmentation n'est pas figé dans une formule immuable. Et l'influence du milieu est même dans bien des cas, plus puissante que l'hérédité; les exemples de tératogenèse prouvent notamment que le développement « normal » ne constitue qu'un cas parmi tous les développements possibles, et que, en dernier ressort, c'est le monde extérieur qui décide laquelle des diverses formes possibles de développement sera réalisée (1).

II. — Les principaux facteurs du milieu extérieur et leur action.

La question des variations était traitée jadis à un point de vue exclusivement descriptif. Et ce n'est qu'à une époque relativement récente que, sous l'influence des idées évolutionnistes, on est arrivé à considérer ces divers cas au point de vue de

(1) En tout cas, on ne peut établir ici une opposition entre le lamarckisme et le darwinisme, car Darwin s'est lui-même, en diverses circonstances, appesanti sur l'importance capitale de l'action du milieu : « La sélection ne peut rien sans la variabilité et celle-ci dépend du mode d'action des *circonstances extérieures* sur l'organisme ». (*La variation des animaux et des plantes,* t. I, p. 7.) — « Toutes les variations sont causées directement ou indirectement par quelque changement dans les *conditions ambiantes* ». (*Ibid.,* t. II, p. 449.) — « Il est probable qu'il n'y aurait pas de variabilité s'il était possible de maintenir pendant un grand nombre de générations tous les individus d'une espèce dans des *conditions d'existence* absolument uniformes ». (*Ibid.,* t. II, p. 271.) — Enfin, dans la sixième édition de *The Origin of Species,* p. 421, il dit que les espèces ont été modifiées « by the direct action of *external conditions,* and by variations which seems to us in our ignorance to arrise spontaneously. It appears that I formerly underrated the frequency and value of these latter forms of variation, as leading to permanent modifications of structure independently of natural selection ». — Et dans sa correspondance avec M. Wagner (F. Darwin, *Life and Letters of Charles Darwin,* vol. III, 1887, p. 159), on lit : « In my opinion the greatest error which I have commited has been not allowing sufficient weight to the *direct action of the environment,* i. e. food, climate, etc., independently of natural selection... When I wrote the « Origin », and for some years afterwards, I could find little good evidence of the direct action of the environment; now there is a large body of evidence ».

leur explication naturelle et qu'on s'est inquiété notamment de rechercher s'il y a une relation définie entre les variations et le milieu.

Si des doutes se sont manifestés au sujet de l'influence du milieu, si même la négation absolue de son efficacité dans l'évolution est un axiome et un dogme fondamental pour l'école mutationniste orthodoxe (voir ci-dessus, p. 442), il n'a pu cependant lui être opposé aucun fait positif contraire. Il n'y a contre elle que notre ignorance *présente* quant à certains de ses facteurs et à leur mode d'action.

Car, en dehors de diverses conditions générales du milieu, aisément perceptibles à nos sens ou se révélant commodément à nos moyens d'investigation actuels, il y a aussi des facteurs moins frappants, moins facilement accessibles à notre analyse, ou dont l'ordre de grandeur est presque infiniment petit, quoique suffisant cependant (comme des traces de substances chimiques) pour agir efficacement sur certains organismes, ou sur certains de leurs états de développement.

Et du fait que ceux-là sont difficiles à étudier, ou de ce que leur analyse reste encore à faire, on n'est pas en droit de conclure à leur inexistence ou à leur non-intervention.

La tâche du morphologiste est de préciser l'effet des diverses conditions de milieu, de chercher même à le faire pour les moins perceptibles ([1]).

L'hypothèse de l'action morphogène du milieu a suscité, en ces dernières années, de nombreux essais expérimentaux ; et c'est par le retour aux idées de Lamarck que le transformisme a fait progresser le plus rapidement la morphologie dans la voie

(1) « Ce que le morphologiste peut tenter et ce qu'il tente, en effet, c'est de découvrir les petites variations *déterminées par les facteurs primaires* et de démêler aussi comment, par une lente sommation, ces variations, d'abord insignifiantes, se sont intégrées pour donner naissance — soit par voie continue, soit par une apparente discontinuité — aux caractères beaucoup plus évidents qui séparent les espèces ». (Giard, *Les tendances actuelles de la morphologie et ses rapports avec les autres sciences*. [Bull. Sci. France et Belgique, t. XXXIX, 1905, p. 483].)

expérimentale. Mais ces expériences n'ont pas porté seulement sur les adultes ; elles sont encore plus aisées sur les embryons : les adultes sont en effet plus près de l'état d'équilibre individuel, atteint après une longue lutte contre les facteurs extérieurs du milieu ; tandis que les phases embryonnaires sont des états en mouvement vers cet équilibre plus stable, et elles sont ainsi plus aptes à varier et à tolérer les variations plus amples [1] ; en outre, l'expérimentation ne nécessite pas un temps aussi long avec des stades ontogénétiques (œuf en segmentation, embryon en cours d'évolution, etc.) qu'avec des adultes, et notamment elle permet d'opérer sur des organismes occupant peu d'espace, ne se déplaçant guère et ne devant même pas être nourris.

Mais la simple observation raisonnée nous a appris jusqu'à ce jour plus de choses encore que la multitude d'expériences instituées depuis quelques années d'une façon plus ou moins désordonnée.

Pour s'orienter en s'engageant dans la voie qui est ici abordée, il y a donc lieu de réunir tout d'abord les diverses constatations (observations et expériences) faites à ce sujet, en les groupant suivant le facteur actif [2].

---

(1) On trouvera des exemples de ces expériences à propos des facteurs chimiques, pour les œufs, embryons ou larves de *Loligo, Philine, Mactra, Nassa, Hermaea ;* à propos de la température, pour *Purpura, Cenia, Doris* et autres Nudibranches ; à propos de la lumière, pour *Limnaea, Helix, Elysia ;* à propos du mouvement du milieu, pour *Limnaea peregra ;* à propos de la pression, pour *Limnaea, Physa, Cumingia, Crepidula ;* à propos de traumatisme, pour *Nassa, Dentalium ;* à propos de facteurs biologiques, pour *Littorina,* etc.

(2) Quelques essais de ce genre, d'après la littérature conchyliologique principalement, ont déjà été tentés, surtout dans le pays de Darwin : quelques pages sur les variations chez les Mollusques en général, d'après les changements de l'environnement, par Cooke (*Molluscs* [Cambridge Natural History, vol. III, 1895, pp. 82 à 95]) ; un exposé plus détaillé, relatif aux Mollusques terrestres et d'eau douce de la Grande-Bretagne, par Taylor (*A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles,* vol. I, 1894-1895, pp. 59 à 122) ; quant au travail un peu antérieur de Locard (*L'influence des milieux sur le développement des Mollusques* [Mém. Soc. Agric. Hist. nat., etc., Lyon, 1892]), il est de peu d'utilité, car il n'est guère fait que d'après des travaux de deuxième ou de troisième main et même d'après des ouvrages de vulgarisation populaire !

L'examen des faits ainsi réunis permettra de décider si ces facteurs extérieurs ont une action spécifique, si les réponses de l'organisme aux divers stimuli extérieurs ne sont pas spécifiques de ces divers facteurs extérieurs, mais bien *les mêmes* quels que soient ces facteurs, ou bien s'il n'y a de spécifique dans la variation que la constitution interne de l'organisme, comme certains l'imaginent (1).

A défaut de solution définitive immédiate, on aura du moins posé ainsi la question sur un terrain propice où une solution peut être atteinte expérimentalement, c'est-à-dire par la méthode scientifique.

1. — Régime alimentaire.

De nombreux Mollusques sont susceptibles de changer de régime alimentaire, non seulement en captivité, mais aussi dans les conditions normales de liberté ; on a fréquemment constaté, notamment, le passage du régime normalement végétarien au régime carnivore. Voici quelques exemples de ces variations plus ou moins spontanées de régime :

Trochus magus, normalement herbivore, mange des Astéries (2) ; de même, *T. obliquatus* mange des pontes de Nudibranches et autres (3).

Des *Paludina* ont été observées avec des tendances carnivores (4) ; *Aplysia* mange ses propres œufs (5) et la même

---

(1) LANG, *Ueber Vererbungsversuche.* (VERH. DEUTSCH. ZOOL. GESELLSCH., 1909, pp. 17 et suiv.)

(2) ROBERT, *Recherches sur le développement des Troques.* (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 3e série, t. X, 1903, p. 10.)

(3) FLEURE and GETTINGS, *Notes on common species of* Trochus. (QUART. JOURN. MICR. SCI., 1907, p. 461.)

(4) BENSON, *Further remarks on the property of enduring drought and the carnivorous propensities of a species of* Paludina. (GLEANINGS OF SCIENCE, vol. II, 1830.) — MOQUIN-TANDON, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 54 (*Paludina contecta*).

(5) FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, pp. 49 et 93.

particularité a été reconnue chez les *Limnaea, Planorbis*, et encore pour *Succinea* (1); parmi les Céphalopodes, *Eledone moschata* en captivité dévore aussi ses propres œufs (2).

La propension à remplacer par le carnivorisme le régime phytophage habituel a été constatée dans un grand nombre de Pulmonés; exemples :

Physa hypnorum (3); *Physa sp.* mangeant des *Gammarus* (4); *Physa fontinalis*, dont beaucoup d'observateurs ont constaté qu'ils mangent, en captivité, les Mollusques enfermés avec eux; *Limnaea stagnalis* mangeant de jeunes Tritons (5), des Épinoches (6), des larves de Dytique (7); j'ai vu moi-même cette espèce en liberté ronger des débris de boucherie (os de bœuf) jetés dans un fossé; *Limnaea peregra* mangeant des têtes de poissons morts (8), et en captivité, je lui ai vu, en l'absence de nourriture végétale, ingérer un Échinorhynque que j'avais extrait d'un *Gammarus* et des Hydres brunes, et, en présence de nourriture végétale, de jeunes *Paludina* nouveau-nés; *Limnaea palustris* se nourrissant de carcasses de chats et de chiens (9), de sangsues vivantes (10); *Limnaea peregra* var. *profunda* (espèce abyssale du lac Léman) ayant l'estomac et l'intestin bourrés de petits Crustacés (Phyllopodes, Copépodes, Ostra-

---

(1) COOKE, *Molluscs*. (CAMBRIDGE NATURAL HISTORY, vol. III, 1895, p. 34 [*Limnaea stagnalis*].) — WALTER, *The Behavior of the Pond Snail*, Lymneus elodes *Say*. (COLD SPRING HARBOR MONOGRAPHS, vol. VI, 1906, p. 21 [*L. elodes*].)

(2) JOUBIN, *Sur la ponte de l'Eledone et de la Sèche*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 2e série, t. VI, 1888, p. 157.)

(3) NELSON, Physa hypnorum *occasionally carnivorous*. (NATURALIST, vol. I, 1865.

(4) WALTER, *loc. cit.*, p. 22.

(5) SEMPER, *Die naturliche Existenzbedingungen der Thiere*, Bd I, p. 73.

(6) ULLYET, *Science Gossip*, vol. XXII, 1888, p. 214.

(7) COOKE, *loc. cit.*, p. 34.

(8) COCKERELL, *Science Gossip*, 1885, p. 24.

(9) BAKER, fide WALTER, *loc. cit.*, p. 21.

(10) STERKI, *Nautilus*, vol. V, 1891, p. 94.

codes), d'œufs de Vers, de larves de Chironomes (1); *Planorbis contortus* absorbant des substances animales (2).

Les *Arion* et les *Limax* sont connus depuis longtemps comme mangeant volontiers la chair des animaux et la préférant même aux végétaux (3); *Arion ater (empiricorum)* mange d'autres Pulmonés nus, des *Unio*, des Insectes, et *Limax marginata* mange également de ces derniers (4); quelques autres *Limax* (5) sont dans le même cas et notamment *L. maximus* (6) et *L. agrestis* (7).

Certains *Helix* ont été reconnus occasionnellement carnivores: *H. nemoralis* (8), *H. aspersa* (9), *H. pisana* (10), ainsi que *Polygyra albolabris* (11); *Zonites algirus* mange divers *Helix* (12); plusieurs *Hyalinia* dévorent d'autres Gastropodes (13), et *Stenogyra (Rumina) decollata* se comporte de même (14), ainsi que *Achatina panthera* (15).

---

(1) ROSZKOWSKY, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (REV. SUISSE DE ZOOL., t. XXII, 1914, p. 519.)

(2) PFEIFFER, fide MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 54.

(3) LEYDIG, *Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst eine Uebersicht der einheimischer Limaciden.* (ARCH. F. NATURGESCH., Bd LXII, 1876, p. 61.) — YUNG, *Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot.* (MÉM. COUR. ACAD. BELG., t. XLIX, 1887, p. 8.)

(4) KEW, *Naturalist*, 1889, p. 103. — DALGLIESCH, *Carnivorous propensities of a slug.* (ZOOLOGIST, 4e série, vol. II, 1907, p. 277.)

(5) THEOBALD, *A carnivorous Habit in* Limax. (THE ZOOLOGIST, vol. XIX, 1861.)

(6) RANSOM, *Carnivorous Taste of* Limax maximus. (THE ZOOLOGIST, vol. XIX, 1861.)

(7) OLDHAM, *Carnivorous Habits of* Limax agrestis. (THE ZOOLOGIST, 3e série, vol. XX, 1896.)

(8) SOWERBY. Helix nemoralis *a carnivorous animal.* (ZOOL. JOURN., vol. I, 1824, p. 284.)

(9) HALL, Helix aspersa *carnivorous.* (VICTORIAN NATURALIST, vol. XVIII, 1902.)

(10) COOKE, *loc. cit.*, p. 33.

(11) SIMPSON, *loc. cit.*, 1901, p. 249.

(12) DUCOS DE SAINT-GERMAIN, fide MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 54; ou de la viande (PALADHILE, fide COOKE, *loc. cit.*, p. 33).

(13) Ou même de la viande : SEIBERT, Hyalinia *als fleischfresser.* (NACHR. BL. DEUTSCH. MALKAZOOL. GESELLSCH., Bd V, 1873.) — HELE, *Journ. of Conch.*, vol. V, p. 43.)

(14) BINNEY, *The terrestrial air-breathing Mollusks of the United States and the adjacent territories of North America.* (BULL. MUS. COMPAR. ZOOL., vol. IV, 1878, p. 193.)

(15) GIBBONS, *Journ. of Conch.*, vol. II, p. 143.

A. ACTION SUR LE TUBE DIGESTIF. — *a*) Sur la mandibule : par exemple chez *Helix nemoralis* et *H. hortensis,* quand ces espèces se nourrissent d'herbes tendres et succulentes, il se développe peu de côtes sur une mandibule comparativement délicate, et si, au contraire, elles ont une nourriture plus grossière, sur le côté d'une route poussiéreuse, la mandibule est plus dure, avec des denticules plus forts et plus nombreux ([1]).

b) Sur la radula : celle-ci est perdue dans les Gastropodes suceurs et parasites (*Doriopsis, Coralliophila,* Eulimidae, Pyramidellidae, etc.).

c) Sur l'intestin : il est perdu dans les parasites internes (*Entoconcha, Enteroxenos*) et même chez *Mucronalia variabilis* (p. 153, fig. 98); tant que dure le régime parasitaire des larves d'Unionidae, le tube digestif n'y existe pas encore ([2]).
On connaît aussi la longueur réduite de l'intestin dans les formes carnivores : Lamellibranches abyssaux (*Cuspidaria, Poromya, Silenia* ou *Cetoconcha, Philobrya*) comparés aux littoraux ; *Testacella* comparé à *Limax* ([3]).

B. ACTION SUR LES DIVERS ORGANES INTÉRIEURS. — *a*) Le foie accumule et arrête des produits nuisibles mélangés aux aliments ([4]).

b) Par un régime très prolongé (trois mois, par exemple) à base de plomb, il y a accumulation de cette dernière substance dans les centres cérébraux chez *Helix aspersa* et *Zonites algirus* ([5]).

([1]) CROWTHER, *Science Gossip*, 1883.
([2]) FAUSSEK, *Parasitismus der Anodonta-larven*. (MÉM. ACAD. SAINT-PETERSBOURG [CL. PHYS. ET MATH], 9e série, t. XIII, 1903, n° 6.)
([3]) IDEM, *ibid.*, 8e série, t. XIII, 1905, n° 6.
([4]) HECKEL, *De quelques phénomènes de localisation de matières minérales et organiques chez les Mollusques*. (COMPTES RENDUS ACAD. SCI PARIS, t. LXXIX, 1874, pp. 616 et 617 ; et JOURN. ANAT. PHYSIOL., t. XI, 1877, p. 553 [plomb sous forme de ceruse ou d'acétate].) — CUÉNOT, *Études physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés*. (ARCH. DE BIOL., t. XII, 1892, pp. 25 à 27.)
([5]) HECKEL, *loc. cit.*, 1874, p. 614.

c) Sur les reins : les substances insolubles, injectées, s'accumulent dans l'intérieur des papilles du rein gauche des Diotocardes (1).

d) Sur les glandes lymphatiques : elles accumulent, en les phagocytant, les substances insolubles injectées : glandes aortiques des Bullidae, Pleurobranchidae et Doridae, appendices du cœur branchial des Céphalopodes, etc. (2).

C. ACTION SUR LA TAILLE. — *Elysia viridis* nourri de *Cladophora* au lieu de *Codium*, atteint une taille beaucoup plus grande; cette modification est donnée comme une « variation expérimentale (3) ».

D. ACTION SUR LA FORME. — Dans *Limnaea stagnalis*, nourri exclusivement de laitue, cette nourriture a influé sur la forme de quelques individus; le bord extérieur de l'ouverture de leur coquille s'est replié en dehors (4) (il peut cependant n'y avoir là qu'une simple coïncidence). Mais c'est surtout chez les parasites que cette modification est sensible : dans divers Eulimidae, on constate la perte de l'opercule, puis de la coquille, du sac abdominal spiralé, des yeux, etc.

E. ACTION SUR LA REPRODUCTION (GLANDE GÉNITALE ET SEXUALITÉ). — Les parasites, d'une façon générale, sont hermaphrodites (Gastropodes : *Odostomia*, *Angustispira*, certains *Stilifer*, *Entoconcha*,

---

(1) KOWALEVSKY, *Ein Beitrag zur Kenntniss der Exkretionsorgane*. (BIOL. CENTRALBL., Bd IX, 1889, p. 233 [*Haliotis tuberculata*].) — PELSENEER, *Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques*. (MÉM. COUR. ACAD. BELG., t. LVII, 1899, p. 54 [*Trochus cinerarius*].)

(2) CUÉNOT, *Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 2e série, t. IX, 1891, et 4e série, t. LIV, 1914.)

(3) HECHT, *Contribution à l'étude des Nudibranches*. (MÉM. SOC. ZOOL. FRANCE, t. VIII, 1896, p. 22.)

(4) NOURRY, *Observations embryogéniques de la* Limnaea stagnalis. (COMPTES RENDUS ASSOC. FRANÇ. AVANC. SCI., 27e session. [Nantes], 1899, p. 498.)

Enteroxenos, Ctenosculum; Lamellibranches : *Montacuta, Jousseaumiella, Entovalva, Scioberetia*) ; un certain nombre d'entre eux sont devenus vivipares : *Entoconcha* et tous les genres de Lamellibranches cités ; cette viviparité apparaît même dans des semi-parasites ou simples commensaux (*Lepton sp.*) [1].

Patella vulgata présente parfois des cas d'hermaphroditisme; le régime alimentaire déterminerait ces modifications de sexualité [2].

F. Action sur la couleur. — *a*) Pour une partie plus ou moins grande du corps (tube digestif, téguments, etc.) :

1. *Ancylus fluviatilis* maintenu trois jours dans une solution de cochenille présentait l'estomac et la cavité buccale colorés en rougeâtre [3].

2. Dans une eau faiblement teintée par la fuchsine, les Pulmonés d'eau douce ont, au bout de quelques jours, le foie fortement coloré, ainsi que la mandibule et la radule [4].

3. Une nourriture mélangée de garance colore les cartilages des Céphalopodes (*Sepia officinalis, Loligo vulgaris, Octopus vulgaris*) et les « stylets » (auxquels s'insèrent les rétracteurs de l'entonnoir) de *Octopus vulgaris*, mais elle est sans action sur la coquille de ces Céphalopodes, non plus que sur celle des Gastropodes (*Helix aspersa, Zonites algirus*) [5].

---

(1) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique), p. 42.

(2) Gemmill, *On some Cases of hermaphroditism in the Limpet.* (Anat. Anz., Bd XII, 1896, p. 392.)

(3) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France,* t. I, p. 55.

(4) Cuénot, *Études physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés.* (Arch. de Biol., t. XII, 1892, p. 26.)

(5) Heckel, *Note sur l'action du régime colorant par la matière tinctoriale de la garance* (Rubia tinctorum) *sur les Mollusques Gastéropodes* (Ann. Soc. Acad. Nantes, 5e série, t. III, 1873); et *De quelques phénomènes de localisation de matières minérales et organiques chez les Mollusques Gastéropodes et Céphalopodes* (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. LXXIX, 1874, pp. 616 et 617).

4. D'autre part, dans des formes à téguments plus ou moins transparents (et surtout sans coquille externe), la coloration varie manifestement avec la nourriture, non seulement pour le tube digestif et ses annexes, mais pour le sang et même les divers tissus tégumentaires, etc.; c'est ainsi que l'on voit de nombreux Nudibranches, par exemple, prendre une coloration due aux organismes dont ils se sont nourris; c'est une homochromie alimentaire :

Elysia viridis dont les individus émeraude, après avoir été dix-huit jours sur des algues rouges, sont devenus conformes à la « variété » *aurantiaca* ([1]); *Scyllaea pelagica* est de couleur différente suivant l'algue habitée et mangée (voir Ire partie, p. 144); *Fiona marina* est gris-bleu ou brun pâle, suivant qu'il s'est nourri de Vélelles ou de jeunes Anatifes (p. 143); *Eolis coronata* est coloré en vert après avoir mangé des *Elysia viridis* et *Eolis papillosa* est coloré en violet (non seulement dans son tube digestif, mais dans tous ses tissus) quand il est nourri d'Actinies ([2]); *Madrella aurantiaca* (Éolidien), vivant sur des Bryozoaires du genre *Eschara*, en prend exactement la couleur jaune d'or ou jaune orangé ([3]); *Goniodoris castanea* prend la couleur des *Botryllus* sur lesquels et aux dépens desquels il vit ([4]).

Phyllaplysia lafonti qui vit sur les zostères et s'en nourrit, en prend exactement la couleur ([5]).

Cryptochiton stelleri échappe généralement à la vue au milieu des algues rouges *(Gigartina exasperata)* dont il fait sa nourri-

---

([1]) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 68)

([2]) Hecht, *Contribution à l'étude des Nudibranches*. (Mém. Soc. Zool. France, t. VIII, 1896, p. 23.)

([3]) Vayssière, *Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille*, supplément. (Ann. Musée Marseille, t. VII, 1903, p. 89.)

([4]) Garstang, *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, New ser., vol. I, p. 418.

([5]) Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 106.

ture ([1]), et il en est de même pour plusieurs autres espèces de Chitons ([2]).

Ostrea edulis, à Arcachon, a le sang et la généralité des tissus incolores, colorés en violet par le pigment des spores d'Algues ingérées ([3]); de même, les huîtres de Marennes sont colorées en vert par le pigment d'une Diatomée (*Navicularia ostrearia*) dont elles font leur alimentation ([4]), et un phénomène analogue se produit chez *Mya arenaria*, dans des conditions semblables ([5]).

Mais cette coloration d'origine alimentaire peut, dans divers cas, n'être pas durable et disparaître plus ou moins vite après la disparition de la cause; ainsi, chez *Lamellaria perspicua*, coloré par le pigment des Synascidies (*Leptoclinum*, etc.), et chez *Doris verrucosa*, coloré par les Éponges, la coloration subsiste quelques mois, tandis que les huîtres vertes, dans les « claires » où il n'y a pas de *Navicularia ostrearia*, sont décolorées en peu de jours, même en trente-six heures.

b) Pour la coquille : un assez grand nombre d'auteurs ont conclu de leurs observations sur les Gastropodes pulmonés à l'influence des substances organiques ingérées sur la coloration

---

([1]) Heath, *The excretory and circulatory systems of* Cryptochiton stelleri *Midd.* (Biol. Bull., vol. IX, 1905, p. 214.)

([2]) Morse, *Adaptive coloration of Mollusca.* Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. XIV, 1872, p. 141.) — Schmidtlein, fide Simroth, *Bronn's Thier-Reich*, Bd III (Mollusca), abth. I, p. 353 : *Chiton rubicundus* sur des algues calcaires (probablement *Lithotamnium*).

([3]) Descouts, *Sur la cause de la coloration violacée des Huitres du bassin d'Arcachon.* (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. LXXXV, 1877, p. 967.)

([4]) Gaillon, *Sur la cause de la coloration des Huitres et sur les animalcules qui servent à leur nutrition.* (Journ. de Phys., t. XCI, 1824, p. 224.) — Puységur, *Note sur la cause du verdissement des Huîtres.* (Rev. marit. et colon., t. LXIV, 1880, p. 248.) — Ray Lankester, *On green Oysters.* (Quart. Journ. Micr. Sci., vol XXVI, 1885.)

([5]) Ryder, *On the green coloration of the gills and palps of the Clam* (Mya arenaria). (Bull. U. S. Fish. Comm., vol. V, 1886, pp. 181-185.)

de la coquille; ainsi chez *Helix hortensis*, près des tanneries, il se constitue une « variété » colorée en brun [1].

H. hortensis à bandes transparentes se trouve particulièrement sur les groseilliers à maquereau [2].

H. aspersa est plus vivement coloré dans les lieux cultivés que dans les lieux incultes [3].

H. aspersa, nourri de feuilles de laitue, acquiert une couleur plus foncée; sa variété blanc jaunâtre fonce lorsqu'elle est soumise au régime de la laitue [4].

H. (Pyramidula) alternata, dont la couleur de la coquille est celle du bois pourri dont l'animal se nourrit, et varie avec l'arbre où il se trouve [5].

H. arbustorum qui présente sur *Spiraea* et sur *Tussilago* une variété jaune et dont la coquille change de couleur pendant la croissance, par suite du changement de nourriture; ainsi, sa variété *fusca* devient *flavescens* ou typique lorsqu'elle est nourrie de choux ou de laitue au lieu de « wild parsnage [6] ».

Helix nemoralis vivant dans le gazon sec a une coquille jaune, au bord des bois une coquille rouge ou rouge-brun [7].

H. nemoralis sur le sable présente peu de bandes, et sur l'herbe beaucoup de bandes, c'est-à-dire une coloration plus

---

(1) Von Martens, *Nachr. bl. deutsch. Malakoz. Gesellsch.*, 1872, p. 44. — Tischbein, fide Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, p. 88.

(2) Colbeau, *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t. XII, 1877, p. xliii.

(3) Coutagne, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce.* (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., session de La Rochelle [1882], p. 550, 1883.)

(4) « The more lettuce I gave, the darker and dingier the epidermis became » : Hele, *Journ. of Conch*, vol. IV, 1883, p. 100; confirmé par Standen (fide Taylor, *loc. cit.*, p. 94) : *H. aspersa* devenant presque uniformément noir, par une nourriture délicate.

(5) Ormsbee, *Nautilus*, vol. X, 1896, p. 64.

(6) Baillie, fide Taylor, *loc. cit.*, part XX, 1914, p. 42.

(7) Winkworth, *Essex Natur.*, vol. XIII, p. 256.

marquée (comparer avec l'observation ci-dessus, *H. aspersa*, p. 487) [1]; divers autres *Helix* offrent encore des phénomènes de ce genre [2]; mais il faut reconnaître que certaines de ces observations manquent de précision ou de netteté. Il s'en trouve d'ailleurs qui sont contradictoires; ainsi pour la variation albine (de la coquille), elle serait parfois d'origine alimentaire (phytophage) : *H. hortensis* var. *olivacea* et *H. arbustorum*, var. *fusca*, nourris jusqu'à maturité, de turneps et de choux, acquièrent une coquille de caractère albin [3]; tandis que, d'après un autre observateur, de jeunes *H. arbustorum*, var. *flavescens*, nourris de choux et de turneps, deviennent plus sombres [4].

En outre, il est des expériences qui ont, sur certaines espèces, donné des résultats négatifs :

Helix aspersa et *Zonites algirus*, avec une nourriture mélangée de garance, ont fait voir que celle-ci est sans action sur la couleur de leur coquille (de même que sur la coquille des Céphalopodes) [5]; et cependant chez *Limnaea stagnalis*, nourri de pain mêlé de garance, quelques individus montrèrent la partie nouvellement formée de la coquille colorée en rose [6].

Quant aux Mollusques aquatiques vivant dans un milieu artificiellement coloré, leur coquille se colore plus ou moins, mais d'une façon temporaire [7]. De même, chez eux, l'action

---

(1) Boycott, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1914, p. 100.

(2) Hawkins, *Food as influencing varieties in Helices.* (Naturalist, febr. 1899.)

(3) Farrer, fide Taylor, *loc. cit.*, t. I, p, 91 (concordance avec l'observation ci-dessus, du pâlissement de *H. arbustorum* nourri de choux).

(4) Scott, fide Taylor, *loc. cit.*, vol. I, p. 92.

(5) Heckel, *Note sur l'action du régime colorant par la matière tinctoriale de la garance* (Rubia tinctorum) *sur les Mollusques Gastéropodes.* (Ann. Soc. Acad. Nantes, 5e série, t. III, 1873, et Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. LXXIX, 1874, p. 616.)

(6) Stiebel, *Dissertatio inauguralis sistens* Limnaei stagnalis *anatomen.* Göttingen, 1815, p. 20.

(7) Rajat, *La vie des Mollusques* (Limnaea limosa) *dans les milieux artificiellement colorés.* (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, 69e année, 1917, p. 173.)

colorante bien connue du bleu de méthylène sur certains tissus vivants (surtout système nerveux), ne se maintient pas non plus ([1]); *Ostrea edulis,* dans l'eau où est dissoute une couleur d'aniline, ne colore que ses branchies, et celles-ci conservent leur coloration dans l'eau pure pendant plus de dix jours ([2]).

Helix nemoralis et *H. hortensis* ont des bandes et couleurs qui paraissent indépendantes de la nourriture, et une lignée nourrie, pendant plusieurs années, de macaroni, de feuilles sèches de houblon et de carottes, a conservé la couleur et les bandes pointillées de sa race ([3]); et cependant, *Helix aspersa,* nourri de végétaux poussés dans un sol sans calcaire, a formé une coquille incolore ([4]), et j'ai moi-même constaté un phénomène semblable pour *Limnaea stagnalis* (voir plus loin : Facteurs chimiques).

G. Action sur la respiration. — L'anhydride carbonique est dégagé proportionnellement au poids de nourriture absorbée. Deux groupes de quatre paires d'Escargots ont été l'un abondamment nourri, l'autre tenu à jeun ; pour une même quantité d'oxygène, le premier a fourni 9, 10, 11 et 13 parties d'anhydride carbonique, tandis que le second groupe n'en a donné, dans le même temps, que 4, 7, 8 et 9 parties ([5]).

([1]) *Pterotrachaea* et *Carinaria* : Joseph; *Die vitale Methylenblau-Nervenfärbungsmethode bei Heteropoden.* (Anat. Anz., Bd III, 1888, p. 420.) — *Goniodoris castanea* (observations personnelles).

([2]) Certes, *Bull. Soc. Zool. France,* t. X, 1885, p. 20.

([3]) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsere Hain- und Gartenschnecken.* (Verh. Schw. Nat. Gesellsch., 1906, pp. 248 et 249.)

([4]) Moynier de Villepoix, *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques.* (Journ. de l'Anat. et Physiol., t. XXVIII, 1893, p. 129.)

([5]) Fischer, *Sur la respiration chez les Gastéropodes Pulmonés terrestres.* (Journ. de Conch., t. IX, 1861, p. 101.)

2. Température.

1° Action sur l'activité respiratoire. — *A*. D'une façon générale, celle-ci augmente avec l'élévation de la température ; par exemple :

a) Pour des Pulmonés comme *Helix pomatia* (1).

b) Pour les embryons de *Aplysia limacina* (2).

c) Pour *Sepia officinalis* adulte, où le nombre des mouvements respiratoires s'élève régulièrement quand la température monte jusque vers 28°, et où ce nombre décroît d'autre part, lorsque cette température descend en dessous de la normale (3).

B. Action sur la quantité absolue d'anhydride carbonique émis dans le même temps, par l'unité de poids de l'animal : comme les autres animaux à température variable, les Mollusques dégagent plus d'anhydride carbonique (et conséquemment absorbent plus d'oxygène) par une température élevée que par le froid ; ainsi, parmi les Gastropodes, cette quantité augmente avec la température, chez *Helix pomatia*, le maximum y étant observé le 20 juillet, et le minimum, le 18 janvier (4) ; pour les Lamellibranches : chez *Ostrea virginica* et *Mya arenaria*, la quantité d'oxygène absorbé augmente de 19° à 28° (5) (autre exemple : *Tapes*, voir ci-après : *E*. Résistance à l'asphyxie).

---

(1) Hesse, *Zur Hungerstoffwechsel der Weinbergschnecke*. (Zeitschr. f. Allg. Physiol., Bd X, 1910.)

(2) Buglia, *Sur l'échange gazeux des œufs d'*Aplysia limacina *dans les différentes périodes de développement*. (Arch. ital. de Biol., t. LI, 1909, p. 159.)

(3) Matisse, *Action de la chaleur et du froid sur l'activité motrice et la sensibilité de quelques invertébrés*. (Bull. Stat. Biol. Arcachon, 13e année, 1910, pp. 29 et 30.)

(4) Bellion, *Contribution à l'étude de l'hibernation chez les Invertébrés. Recherches sur l'hibernation de l'Escargot* (Helix pomatia *L.*). (Ann. Univ. Lyon, nouv. série, fasc. XXVII, 1909, p. 112.)

(5) Mitchell, *The oxygen requirements of shellfish*. (Bull. U. S. Bureau Fish., vol. XXXII, 1914, pp. 216 et 220.)

C. Action sur le nombre des inspirations dans les Pulmonés aquatiques : on savait depuis longtemps que, même après l'hiver, les Limnées quittent plus rarement le fond, pour venir respirer à la surface, par temps froid (1) ; on a reconnu depuis, que le nombre de secondes où le pneumostome est ouvert à la surface de l'eau augmente rapidement au-dessus de 9° C. (48° F.) ; en dessous, chez *Limnaea auricularia* et *L. peregra,* pendant une dizaine de secondes par heure ; et à 19° C. (66° F.), pendant 115 secondes pour *L. auricularia,* et 62 secondes pour *L. peregra ;* chez *Planorbis corneus,* pendant 35 secondes à 19°, au lieu de 17 secondes à 9° (2).

D. Sur le quotient respiratoire (rapport de l'anhydride carbonique éliminé à l'oxygène absorbé) : chez *Helix pomatia,* il diminue d'octobre à mai, et augmente de mai à octobre (3) ; l'augmentation du nombre des bâillements de la coquille (alternatives d'ouverture et de fermeture) et leur plus grande amplitude, chez *Anodonta cygnea,* avec l'élévation de la température, est due à une consommation corrélativement plus grande d'oxygène (4).

E. Sur la résistance à l'asphyxie : *Tapes decussatus* résiste plus l'hiver qu'en été (il a besoin de plus d'oxygène en été) (5) ; *Helix pomatia* résiste à l'asphyxie pendant 80 à 90 heures en hiver, et pendant 50 heures seulement en été (6) ; ces divers

---

(1) KARSCH, *Die Entwicklungsgeschichte des* Limnaeus stagnalis, ovatus *und* palustris. (ARCH. F. NATURGESCH., Bd XII, 1846, p. 238.)

(2) TAYLOR, *A Monograph, etc.,* t. I, p. 305.

(3) BELLION, *loc. cit.,* p. 117.

(4) PAWLOW, *Wie die Muschel ihre Schaale öffnet.* (ARCH. GES. PHYSIOL., Bd XXXVII, 1885, p. 9.)

(5) PIÉRI, *Recherches physiologiques sur* Tapes decussatus *et quelques Tapidés.* Laval, 1895, p. 24.

(6) YUNG, *Quelques expériences nouvelles relatives au siège du sens olfactif chez les Gastéropodes Pulmonés terrestres, particulièrement chez les Hélices et les Limaces.* (ACTES SOC. HELVÉT. SCI. NAT., t. LXXXV, 1903.)

phénomènes sont dus, ainsi que quelques autres parmi les suivants, à une plus grande rapidité d'oxydation, à mesure que la température s'élève.

2° Action sur la résistance a l'inanition. — Chez *Tapes decussatus*, pris comme exemple de Lamellibranche, la résistance est beaucoup plus grande aux basses températures ; elle dure de vingt à trente jours en hiver, au lieu de six à douze jours en été (1).

3° Action sur la digestion. — Chez *Limnaea stagnalis*, celle-ci est arrêtée au-dessous de 12° C. (2) ; chez *Helix pomatia*, l'action des sucs digestifs est activée par 37° à 38° (3).

4° Action sur la perte de poids pendant l'hibernation. — Elle est d'autant plus grande que la température est moins basse (pour les organes autres que le cœur et le système nerveux, lesquels sont entretenus aux dépens du reste de l'organisme) ; ainsi *Helix pomatia*, dans les conditions naturelles, exposé au froid du dehors, accuse une perte de poids d'un cinquantième ; à l'abri, à 5°, d'un vingt-septième ; à l'abri, à 13°, d'un quarantième (4) ; d'autres observations ont montré que chez cette même espèce, la perte de poids est 10.31 % à 10°-12°, tandis qu'elle est 19.67 % à 18°-20°, c'est-à-dire près du double pour une augmentation d'environ 10° (5) ; et encore que la perte de poids est 1.7 fois plus grande à 18° qu'à 7° ou 8° (6).

Le jeûne produit la réduction (par dégénérescence cellulaire) de la glande de l'albumine de *Helix pomatia* et *H. arbustorum* ;

---

(1) Piéri, *loc. cit.*, p. 19.

(2) Semper, *Die natürliche Existenzbedingungen der Thiere*, Bd 1, p. 132.

(3) Yung, *Contribution à l'histoire physiologique de l'Escargot*. (Mém. cour. Acad. Belg., t. XLIX, 1887, p. 113.)

(4) Lang, *Ueber den Saisonschlaf der Tiere*. (Schw. Pädagog. Zeitschr., Bd IX, 1899.)

(5) Bellion, *loc. cit.*, pp. 43 et 44.

(6) Kühn, *Beiträge zur Biologie des Weinbergschnecke* (Helix pomatia *L.*). (Zeitschr. wiss. Zool., Bd CIX, 1914, p. 143.)

cette dégénérescence est accélérée par l'élévation de la température ; elle est aussi avancée en trois semaines à 33°, qu'en quatre mois à la température ordinaire (1).

5° Action sur l'activité motrice et la vitesse de locomotion (2). — L'une et l'autre augmentent à mesure que la température s'élève ; ainsi chez :

a) *Physa primeana*, elles sont plus grandes à 37°5 qu'à toute température plus basse, et moindres quand l'aquarium est entouré de glace (3).

b) *Limnaea elodes*, il y a plus d'activité aux plus hautes températures (4).

c) *Limnaea columella*, d'une façon générale, l'activité croît avec l'élévation de la température ; elle diminue dans l'eau froide (5).

---

(1) Krahelska, *Zjawiska redukcyjne w gruczole bialkowym ślimaków*. (Bull. internat. Acad. Cracovie, 1912, p. 606.)

(2) Sur ce dernier point, on ne trouve guère de renseignements dans les ouvrages de malacologie ; voici quelques chiffres qui permettront de s'en faire une idée pour les espèces reptatrices : en une minute, le plus rapide des *Trochus*, *T. helicinus*, fait normalement 4cm35 (Robert) ; *Patella vulgata*, 1cm25 (Morgan) ; *Littorina obtusata*, 2cm08 et *Rissoa cingillus*, 2cm23 (Colgan) ; *Valvata piscinalis*, 4cm3 et *Bythinia tentaculata*, 3 centimètres (observations personnelles) ; *Cyclostoma elegans*, 2cm5 (Taylor) ; *Nassa incrassata*, 3cm04 (Colgan) ; *Cypraea exanthema*, 15 centimètres, *Marginella orensis*, 25 centimètres (Olmsted) ; *Fulgur*, 8cm6 (Wallace) ; *Bulla occidentalis*, 3 centimètres (Olmsted) ; *Eolis drummondi*, 11cm7 (Colgan) ; *Limnaea peregra*, 7cm5 (Taylor) ; *Amphipeplea glutinosa*, environ 4 centimètres, *Planorbis corneus* et *P. nitidus*, environ 9 centimètres, *Physa fontinalis*, 6 centimètres (observations personnelles) ; *Physa primeana*, 8cm4 (Walter) ; *Helix cantiana*, 7cm5 (Taylor) ; *Bulimulus folliculus*, 5 centimètres (Moquin-Tandon) ; des *Limax*, 13 à 14 centimètres (Taylor), et encore un peu plus chez *Arion subfuscus* et *Daudebardia* (Karlinski), tandis que pour *Vallonia* la vitesse ne dépasse guère 8 millimètres par minute (Sterki) ; les *Chiton* sont en général assez lents : *C. fulvus* passe pour avoir une locomotion rapide (sans indication de nombre : Mac Andrew).

(3) Walter, *The Behavior of the Pond Snail,* Limneus elodes *Say, Cold Spring Harbor Monographs*. VI. (Brooklyn Inst. Arts and Sci., 1906, p. 25.)

(4) Walter, *loc. cit.*, p. 25.

(5) Colton, *Some Effects of Environment on the Growth of* Lymnaea columella. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1908, pp. 435 et 436.)

Des résultats analogues ont été obtenus pour des Mollusques marins :

a) Gastropodes : chez *Haminea hydatis (navicula)*, l'activité motrice diminue par l'abaissement de la température, pour aboutir, à 2°5, à l'immobilité absolue ; et

b) Lamellibranches : *Cardium edule*, dès que la température descend à 8°, est absolument inactif (1).

6° Action sur les mouvements radulaires et sur ceux des cils vibratiles. — *a*) Radule : dans *Limnaea peregra (ovata)*, la radule rape (lèche) 8 fois seulement à 8°5 et 35 fois à 18°5 (2).

b) Cils vibratiles : dans *Mytilus edulis*, les mouvements ciliaires sont six fois plus rapides à 28° qu'à 19° (3).

7° Action sur la sensibilité et le système nerveux. — La sensibilité de divers Mollusques marins varie avec la température; elle est atténuée quand celle-ci s'abaisse, chez des Céphalopodes (*Sepia officinalis*) et des Gastropodes [*Haminea hydatis* (*navicula*)] (4) ; le ganglion palléal « étoilé » des Céphalopodes et ses nerfs ont leur activité influencée par le froid (5); chez *Helix pomatia*, le travail d'excitation réflexe est très rapide à 35° C. et lent de

(1) Matisse, *Action de la chaleur et du froid sur l'activité motrice et la sensibilité de quelques invertébrés marins*. (Bull. Stat. biol. Arcachon, 13e année, 1910, pp. 41 et 42.)

(2) Brockmeier, *Beiträge zur Biologie unserer Süsswassermollusken*. (Forschungsber. Biol. Stat. Plön, theil IV, 1896, p. 261.)

(3) Mac Alpine, *Observations on the movements of the entire detached animal, and of detached ciliated parts of bivalve Mollusks, viz., gills, mantle-lobes, labial palps, and foot*. (Proc. Roy. Soc. Edinburgh, vol. XV, 1889.)

(4) Matisse, *loc. cit.*, pp. 24 et 41.

(5) Froehlich, *Experimentelle Studien am Nervensystem der Mollusken*. Theil VIII. *Ueber den Einfluss der Abkühlung, Kohlensäure und Narkose auf das Mantelganglion der Cephalopoden und seiner Nerven*. (Zeitschr. allg. Physiol., Bd XI, 1910, p. 107.)

9°2 à 12° ; la courbe est essentiellement plus rapide à une température élevée qu'à une basse température [1]. Toutefois, l'excitabilité nerveuse disparaît par une forte élévation de la température, déjà avant la paralysie du cœur, chez *Mya arenaria* (40°) [2].

8° Action sur les contractions musculaires. — Dans *Pecten maximus*, une faible élévation de température avive les contractions du muscle adducteur; par exemple, celles-ci sont plus énergiques à 30° qu'à la température « ordinaire » ; et la force musculaire s'accroît avec l'élévation de la température [3] ; chez *Unio longirostris*, les contractions musculaires deviennent plus rapides lorsque la température s'élève jusque vers 23° [4]. Dans *Anodonta cygnea*, les bâillements (alternatives d'ouverture et de fermeture des valves) augmentent en nombre quand la température s'élève (et sont la conséquence d'une plus grande consommation d'oxygène) [5]. Dans *Pholas dactylus*, la température, en s'élevant de 10° à 35°, augmente l'amplitude et la rapidité des contractions du siphon, engendrées par la lumière [6]. Chez *Tapes decussatus*, l'énergie musculaire varie avec la température, elle augmente de 0° à 20°, et diminue au delà [7]. De même dans les Gastropodes (exemple : *Tritonium*), une température suffisamment élevée produit le relâchement musculaire [8].

---

(1) Jordan, *Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystemes der Pulmonaten.* (Arch. Ges. Physiol., Bd CX, 1905, p. 568.)

(2) Yung, *De l'innervation du cœur et de l'action des poissons chez les Mollusques Lamellibranches.* (Arch. Zool. expér., 1re série, t. IX, 1881, p. 430.)

(3) Coutance, *De l'énergie et de la structure musculaire chez les Mollusques Acéphales.* Paris, 1878, respectivement pp. 40 et 163.

(4) L. et M. Lapicque, *Action du curare sur les muscles d'animaux divers.* (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LXVIII, 1910, p. 1009.)

(5) Pawlow, *Wie die Muschel ihre Schale öffnet.* (Loc. cit., p. 9.)

(6) Dubois, *Sur l'action des agents modificateurs de la contraction photodermatique chez le* Pholas dactylus. (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CIX, 1889, p. 320.)

(7) Piéri, *Recherches physiologiques sur* Tapes decussatus *et quelques Tapidés.* Laval, 1895, p. 163.

(8) Schönlein, *Ueber die Einwirkung der Wärme auf der Tonus der Muskeln von Schnecken und Holothurien.* (Zeitschr. f. Biol., Bd XXXVI, 1898.)

9° ACTION SUR LES CONTRACTIONS DU CŒUR. — Le nombre des pulsations augmente par l'élévation de la température (d'où une discordance fréquente des nombres donnés par des auteurs différents, n'ayant pas tenu compte — pour la même espèce — du facteur calorifique).

Les plus anciennes observations relatives aux variations thermiques du rythme cardiaque se rapportent aux Pulmonés; le refroidissement y abaisse le nombre des battements du cœur, notamment chez les Stylommatophores en hibernation; ainsi on constate successivement, chez les deux espèces suivantes [1] :

Helix hortensis.	*Hyalinia cellaria.*	Températures.	
—	—	—	
22 pulsations	21	11°11 C.	(52 F.)
14 id.	12	6°66	(44 F.)
10 id.	11	3°33	(38 F.)
4 id.	9	-1°11	(30 F.)

Chez *Helix pomatia* (placé dans l'eau), le nombre de pulsations s'élève successivement avec la température :

Températures . .	14°	17°	20°	24°5	30°	35°	38°
Pulsations. . . .	35	48	50	55	70	90	100;

Au delà, il y a ralentissement [2].

Dans la même espèce, à sec, immobile et en hiver :

Températures . .	5°	10°	15°	20°	25°	30°
Pulsations. . . .	4	12	17	26	38	54 [3]

Dans les deux espèces suivantes, des oscillations analogues ont été aussi reconnues : chez *Helix hortensis*, à 11°, 22 pul-

---

(1) ASHFORD, *On the action of the Heart in the Helicidae during hibernation*. (JOURN. OF CONCH., vol. III, 1882, pp. 31 et suiv., et vol. IV, p, 13.)

(2) RICHARD, *Recherches physiologiques sur le cœur des Gastéropodes Pulmonés*. (REV. D'AUVERGNE, 1886, p. 228.)

(3) YUNG, *Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot*. (LOC. CIT., p. 91.)

sations; à 3°, 3 pulsations; chez *H. rufescens*, à 18°, 54 pulsations; à 1°, 9 pulsations ([1]).

Dans *Helix pomatia*, pendant l'hibernation, la décroissance progressive du nombre des battements du cœur, avec la température, a encore été confirmée : à 9°, 11 pulsations; à 4°, 5; à 0°, 3; à —3°5, 0; l'élévation de la température au-dessus de 8° y détermine un accroissement plus rapide des pulsations, d'autant plus rapide que cette élévation est plus brusque, les observations ci-dessus étant confirmée, et le nombre atteint vers 19° étant de 50 à 53 ([2]).

Succinea putris a montré de même que le nombre de pulsations cardiaques monte et descend avec la température ([3]).

Dans *Vallonia pulchella*, le cœur bat de 20 à 25 fois par minute, entre 10° et 15°, tandis que vers 36°, il atteint de 68 à 110 battements ([4]).

Enfin, il a été expérimentalement reconnu, chez *Helix pomatia*, que jusqu'à 48° le nombre des pulsations augmente régulièrement : à 15°, 26 pulsations; à 22°, 36; à 26°, 40; à 35°, 40; à 42°, 48; à 45°, 68; à 48°, 74; et en dessous de 15°, il y a décroissance : à 11°, 17 pulsations; à 10°, 12.6; à 5°, 10 ([5]).

Les Basommatophores se comportent de la même façon; *Limnaea stagnalis* a montré à 13°5, 13 pulsations; à 16°, 16 pulsations; à 20°5, 30, et à 24°, 44 ([6]).

([1]) Taylor, *A Monograph, etc.*, t. I (1899), respectivement pp. 298 et 299.

([2]) Lang, *Ueber den Saisonsschlaf der Tiere*. (Schw. Pädagog. Zeitschr., Bd IX, 1899.) Voir aussi, du même auteur : *Ueber den Herzschlag von* Helix pomatia *L., während des Winterschlafes*. (Festschr. für R. Hertwig. Jéna, Fischer, Bd III, 1910.)

([3]) Rieper, *Studien an* Succinea. (Ann. Soc. Zool. and Malac. Belg., t. XLVII [1912], p. 162, tableau III, 1913.)

([4]) Sterki, *Observations on* Vallonia. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1893, p. 244.)

([5]) Beyne, *Recherches sur l'origine musculaire ou nerveuse de quelques réactions du cœur aux variations de température*. (Journ. Physiol. et Pathol. gén. Paris, t. VII, 1905, pp. 978 et 979.)

([6]) Richard, *loc. cit.*, p. 5. — Voir aussi Baker, *On the pulsations of the Molluscan Heart*. (Journ. Cincinnati Soc. Nat. Histor., vol. XIV, 1897.)

Chez les *Ancylus*, l'élévation de la température élève la fréquence des pulsations du cœur [1].

Des *Planorbis corneus* éclos depuis quelques jours ont montré : à 19°, de 78 à 85 pulsations, et à 29°, 140 à 150 pulsations (l'eau était un peu refroidie vers la fin de l'expérience) (observations personnelles). Quant aux *Physa*, etc., naturellement adaptés aux eaux chaudes, les zoologistes qui les ont observés n'ont malheureusement pas étudié leurs contractions cardiaques comparativement aux mêmes espèces des eaux normales.

Parmi les autres Gastropodes, ont encore donné lieu à des constatations de la même nature : *Aplysia* [2] et *Pterotrachaea sp.* [3] : chez ce dernier, le cœur, de 18° à 21°, battait de 50 à 80 fois ; de 34° à 37°, de 160 à 180 fois (arrêt à 39°-40°) ; et ces observations ont été confirmées d'une façon détaillée pour deux espèces de ce dernier genre : chez *P. coronata*, à 13°5, il y avait 50 battements ; à 25°, 120 ; à 27°, 138 ; à 32°, 160 ; chez *P. mutica*, à 15°5, il y avait 60 battements ; à 21°5, 92 ; à 23°, 115 [4].

Les constatations faites chez les Lamellibranches sont de la même nature : Pour *Mya arenaria*, les variations de température ont donné les résultats suivants, en chauffant progressivement :

17°	20°	23°	30°	35°	40°
12	15	25	35	40	48 pulsations [5]

---

(1) André, *Contribution à l'étude anatomique et à la physiologie des* Ancylus lacustris *et* fluviatilis. (Rev. suisse Zool., t. I, 1893, p. 455.)

(2) Frenzel, *Temperaturmaxima für Seethiere*. (Arch. ges. Phys., Bd XXXVI, 1885 : avec l'accroissement de la température, le nombre des pulsations monte de 32 à 140, jusqu'à 33° C., puis décroît.) — Schoenlein, *Ueber das Herz von* Aplysia limacina. (Zeitschr. f. Biol., Bd XX, 1894, p. 202.)

(3) Knoll, *Ueber die Herzthätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflüssung durch die Temperatur*. (Sitzungsber. Akad. Wien [Math.-Naturw. Kl.], Bd CII, Abth. III, 1893, p. 393.)

(4) Rywosch, *Zur Physiologie des Herzens und des Excretionsorgans der Heteropoden (Pterotracheen)*. (Arch. ges. Physiol., Bd CIX, 1905, p. 361.)

(5) Yung, *De l'innervation du cœur et de l'action des poisons chez les Mollusques Lamellibranches*. (Arch. Zool. expér., 1re série, t. IX, 1881, p. 430 [d'autres espèces du même groupe suivent la même règle générale].) (*Ibid.*, p. 429).

Chez *Tapes decussatus*, l'élévation de température surexcite les mouvements du cœur : à 25°, il y a 14 pulsations ; à 30°, 15 ; à 35°, de 20 à 22 ; à 40°, 26 ([1]).

Dans *Anodonta cellensis*, il a été observé les relations suivantes : à 15°, 3 pulsations par minute ; à 20°, 5.5 ; à 25°, 7 ; à 30°, 6 (une seule fois) ; à 35°, 6.5 ; à 40°, 17.5 ([2]).

Chez *Octopus vulgaris*, une augmentation de température de 10° double la fréquence des contractions du ventricule ([3]).

De sorte que d'une façon très générale, chez les divers Mollusques, les contractions cardiaques augmentent en nombre avec l'élévation de la température, jusque vers 40°.

10° Action sur l'activité vitale. — *A*. Hautes températures : Un certain nombre de Pulmonés terrestres s'engourdissent sous l'influence d'une température élevée (phénomène de l'estivation). Parmi les Mollusques aquatiques, il en est assez peu qui puissent résister à des températures un peu élevées ; d'une façon générale, ils peuvent supporter une température un peu supérieure à 30°, mais ils meurent avant 40°. Ainsi *Physa acuta* périt à 35° (sauf s'il est adapté à des sources chaudes de 33° à 35°, auquel cas il résiste jusqu'à 43°) ; *Eledone* meurt à 35° ([4]) ; *Sepia officinalis* est tué d'autant plus rapidement que la température est plus haute : après une heure, à 28° ([5]), mais après deux minutes, à 37° ([6]) ;

([1]) Piéri, *Recherches physiologiques sur* Tapes decussatus *et quelques Tapidés*, 1895, p. 63.

([2]) Willem et Minne, *Recherches expérimentales sur la circulation sanguine chez l'Anodonte*. (Mém. cour. Acad. Belg., t. LVII, 1899, p. 10.) — Voir encore Dubois, *Le rythme cardiaque des Mollusques Lamellibranches*. (Ann. Soc. Linn. Lyon, nouv. série, t. XLV, 1899.)

([3]) H. Fredericq, *Recherches expérimentales sur la physiologie cardiaque d'*Octopus vulgaris. (Arch. intern. Physiol., t. XIV, 1914.)

([4]) Frenzel, *Temperaturmaximum für Seethiere*. (Arch. Ges. Physiol., Bd XXXVI, 1885, pp. 458, etc.)

([5]) Matisse, *Action de la chaleur et du froid sur l'activité motrice et la sensibilité de quelques invertébrés marins*. (Loc. cit., p. 18.)

([6]) Bert, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche*. (Mém. Soc. Sci. phys. et nat. Bordeaux, t. V, 1867, p. 135.)

Sepiola atlantica, près d'éclore, est tué à 31°; et les diverses larves de Gastropodes et de Lamellibranches marins que j'ai examinées meurent entre 30° et 27° (1). Et tout comme des hivers rigoureux ont ravagé des huîtrières, on a vu des étés torrides avoir le même effet (2).

Quelques espèces cependant sont moins sensibles à la chaleur et peuvent même, à l'état naturel, vivre dans des eaux *chaudes*.

Divers auteurs qui ont traité des « faunes thermales », ont — au moins en ce qui concerne les Mollusques — répété toujours la même petite liste d'espèces, citant celles-ci de deuxième ou de troisième main, sans recourir aux sources originales anciennes, ni sans tenir compte de nombreux éléments d'information plus récents. Il m'a donc fallu refaire ce travail aussi complètement que possible.

Dans ces faunes d'eaux chaudes, on a voulu subdiviser en espèces « thermales » proprement dites, habitant les eaux au-dessus de 40°, et en « subthermales », propres aux eaux en dessous de 40°. Mais cette division est purement arbitraire; car cette température de 40° n'a aucune signification particulière, ni dans la nature inanimée, ni au point de vue physiologique. Et si l'on désire absolument subdiviser, il serait préférable de fixer une limite soit à la plus haute température des eaux marines : 32°5 (fond du golfe Persique), soit mieux encore à la température normale du corps humain : 37°.

Quoi qu'il en soit, on a récemment cherché à établir que dans les eaux chaudes à 43°, ou au-dessus, il n'y a *jamais* d'animaux ou d'algues proprement dites, mais seulement — de 43° à 63° — des Cyanophycées. Comme on va le voir, cette constatation (3)

(1) Pelseneer, *Sur l'eurythermie de certaines larves marines*. (Loc. cit., p. 282.) — Voir encore, au sujet de températures supportées dans la nature par des Mollusques marins : Richet, *De quelques températures élevées auxquelles peuvent vivre des animaux marins*. (Arch. Zool. expér., 2e série, t. III, 1885, pp. vi-viii.)

(2) L'Huître américaine ne résiste que jusqu'à 32°. (Moore, *Bull. U. S. Fish. Comm.*, vol. XVII, 1908.)

(3) Setchell, *Science*, nouv. série, vol. XXVII, 1903, p. 934.

n'est pas exacte d'une façon générale; elle est contredite par plusieurs exceptions, parmi lesquelles au moins quatre espèces de Mollusques.

Dans les formes renseignées comme thermales, il y a toutefois à écarter d'abord quelques cas particuliers, soit pour cause de confusion de nomenclature, soit surtout pour observation trop peu précise de la température :

Limnaea peregra, dans des eaux à 58°75, à Gastein (1), alors que les eaux thermales n'y ont au maximum que 49°6 (2).

« *Bythinia* » *(Bythinella) thermalis*, à Abano dans des eaux à 55° (3), 53° (4) ou 50° (5), alors que les eaux les plus chaudes où cette espèce a été trouvée (trois fois seulement) étaient à 46° (6).

Limnaea ovata (ou *peregra*), var. *thermalis*, *Planorbis albus* et quelques autres espèces à 50°, dans la source de Salut à Bagnères (7); la température du ruisseau de Salut, là où y vivent les Mollusques en question, n'étant que 25° à 27° (8).

a) Espèces habitant des eaux plus chaudes que 37° : Ces diverses espèces sont mentionnées ici d'après les sources originales; les températures des eaux thermales ont été contrôlées dans les ouvrages spéciaux. Dans les nappes ou cours d'eau chaude, il y a souvent des températures différentes suivant les

---

(1) Von Martens, *Ueber die Verbreitung der europäischen Land- und Süsswasser-Gasteropoden.* (Württ. naturw. Jahresheften, XI Jahrg., 1855, p. 11.)

(2) Günther, *Handbuch der Geophysik.* Stuttgart, Bd II, 1899, p. 796.

(3) Cuénot, *L'influence du milieu sur les animaux.* Paris, 1894, p. 21.

(4) Weber, *Biologie der Tiere.* (Nussbaum-Karsten-Weber, *Lehrbuch der Biologie für Hochschulen,* abschn. III.) Leipzig, 1911, p. 425.

(5) De Blainville, *Mollusques,* in Dictionnaire des sciences naturelles, t. XXXII, 1816-1830, p. 141.

(6) Issel, *Saggio sulla fauna termale italiana.* (Atti Accad. Torino, t. XXXI, 1901.)

(7) Von Martens, *loc. cit.,* p. 10.

(8) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France,* t. II, p. 552.

divers niveaux en profondeur, l'eau la plus chaude étant la plus superficielle; mais ce fait n'implique pas que la température superficielle soit plus élevée que celle supportée réellement par les animaux aquatiques. Car, pour les Pulmonés d'eau douce, cette température maximum est toujours subie effectivement, lorsqu'ils viennent respirer à la surface.

La plus haute température à laquelle un Mollusque vivant ait été rencontré dans la nature est 52° : *Neritina thermophila*, de la Nouvelle-Bretagne ([1]); dans les eaux chaudes à 60° d'Islande, il n'y a pas de Mollusques, mais seulement des Algues ([2]).

Limnaea peregra (ovata), à 46°25, dans les sources de Baden (Argovie) ([3]).

Bythinella (Paludestrina) aponensis (qui serait identique, pour Kobelt, à *B. thermalis* ci-après), à 46° au maximum (trois fois seulement), près de Padoue, à Abano; la limite supérieure normale est d'environ 42° ([4]).

Limnaea peregra, à 45°, dans la source d'Ax (Pyrénées) ([5]).

Ostrea cucullata, dans l'eau à 45°, Nouvelle-Bretagne ([6]).

Bythinella (ou encore *Paludinella, Belgrandia, Thermhydrobia*) *thermalis*, à 43°75, à San Giuliano près de Pise ([7]).

Limnaea peregra (var. *geysericola*) et *L. truncatula*, à 42°5,

---

([1]) Studer, *Forschungsreise S. M. S. Gazelle*. III Theil. (Zoologie und Geologie, 1890, p. 254.)

([2]) Steenstrup, *24e Versamml. deutsch. Naturforsch. und Aertze*. Kiel, 1846, p. 221.

([3]) Von Martens, *loc. cit.*, p. 10 (les eaux y ont de 46° à 50° : Daubrée, *Les eaux souterraines*. Paris, t. II, 1887, p. 169); la même espèce, à Gastein, vivrait jusqu'à environ 48° (fide De Launay).

([4]) Issel, *Saggio sulla fauna termale italiana*. (Loc. cit., 1901.)

([5]) Gineste, *Mollusques des eaux minérales des Pyrénées françaises et du bassin sous-pyrénéen*. (Bull. Soc. Malac. France, t. II, 1885, p. 186.)

([6]) Studer, *loc. cit.*, 1890.

([7]) Issel, *loc. cit.*, voir aussi *Sulla termobiosi negli animali acquatici* (Atti Soc. ligustica Sc. nat. geogr., vol. XVII, 1906), et *Sulla biologia termale* (Intern. Revue d. ges. Hydrobiol., Bd I, 1908).

dans les eaux sulfureuses d'Islande : Reikiavik, Langan, Laugarvas et Kresuwig (1).

Bythinella peraudieri, dans des eaux à 42°, près de Bône (2).

41° 1/9 : *Physa heterostropha*, source chaude, Bath County (Virginia), et *Bithynella* (ou *Stimpsonia*) *nickliniana*, mêmes conditions et station (3).

Melanopsis etrusca, espèce spéciale aux thermes de Caldana, à 41° (4).

Pisidium cazertanum (var. *thermale*), source de la Raillière à Cauterets, 39° au maximum (5).

Paludestrina proteus, sources chaudes près de Salton (désert du Colorado), 38° (not under 100° F.) (6).

Limnaea peregra (ovata), eaux à 37°-38°, à Bagnarolo (7).

b) Espèces habitant des eaux moins chaudes que 37° : *Limnaea peregra*, eaux chaudes à 36° 2/3, Cheadle (8).

Fluminicola merriami et *Tryona clathrata*, eaux à 36° et une fraction (97° F.), Pahranagat Valley (Nevada) (9).

Physa acuta, sources de Saint-Pierre (Dax), 33° à 35° (10).

Planorbis corneus, à Bagnarolo, 34° (11).

---

(1) Steenstrup, *loc. cit.*, 1846, p. 221. — Mörch, *On the Land and Fresh water Mollusks of Iceland*. (Amer. Journ. of Conch., vol. IV, 1868, p. 43.) — Sikes, *The non-marine Mollusca of Iceland*. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1913, pp. 55 et 56.)

(2) Bourguignat, fide Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 105.

(3) Binney, *Land and Freshwater shells of North America*, respectivement part II, p. 86, et part III, p. 168. (Smithsonian Miscell. Coll., 1865, pp. 143 et 144.) — Stearns, *The fossil fresh-water shells of the Colorado Desert, their distribution, environment, and variation*. (Proc. U. S. nat. Museum, vol. XXIV, 1901, p. 292.)

(4) Issel, *Saggio sulla fauna termale italiana*. (Loc. cit., p. 56.)

(5) Dupuy, fide Gineste, *loc. cit.*, p. 187.

(6) Stearns, *loc. cit.*, p. 277.

(7) Issel, *Sulla termobiosi negli animali acquatici*. (Loc. cit., 1906, p. 40.)

(8) Masefield, *Life in the Hot-Water Reservoir of the Tape Mill, Cheadle, Staffordshire*. (Trans. North Staff. Nat. Field Club, 1896.)

(9) Stearns, *loc. cit.*, p. 286.

(10) Dubalen, *Note sur les Mollusques qui vivent dans les sources chaudes de Dax*. (Actes Soc. Linn. Bordeaux [Comptes rendus des séances], 1873, p. iv.)

(11) Issel, *Sulla termobiosi negli animali acquatici*. (Loc. cit., p. 40.)

Physa acuta, dans le bassin d'un puits artésien à Rochefort, 32°5 à 33° (1).

Melania tuberculata, à 32°, dans une source thermale au pied du rocher de Constantine (2).

Melania praemorsa, Melanopsis jordanica, Neritina (Theodoxa), dans la source Aïn Tabijah (lac de Tibériade), 32° (3).

Neritina fluviatilis (var. *prevostiana*), source de Caldana, et *Limnaea truncatula*, sources de Vandieri, à 32° (4).

Limnaea peregra, Physa acuta, Unio requieni, à Barbotan (Gers), dans des eaux à 31° (5).

Physa acuta, var. *gibbosa*, 30°, La Preste (Pyrénées orientales) (6).

Limnaea peregra, à Burnley, dans des eaux à 29° (7).

Physa acuta, var. *subopaca*, à Rennes-les-Bains (Aude), 28° (8).

Limnaea peregra (var. *thermalis*), eaux de Barèges, 27° (9).

---

(1) Regelsperger, *Mollusques terrestres et d'eau douce recueillis aux environs de Rochefort-sur-Mer*. (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., session de La Rochelle, 1882, p. 525, 1883; et *Déformations remarquables de* Physa acuta *observées à Rochefort-sur-Mer*. (Actes Soc. Linn. Bordeaux, t. XXXIX, 1885, p. 4.)

(2) Raymond, *Recherches anatomico-physiologiques sur les Mollusques de l'Algérie*. (Journ. de Conch., t. III, 1852.) — Également dans les eaux chaudes des environs du lac de Tibériade : Locard, *Arch. Mus. Sci. nat. Lyon*, t. III, 1883, p. 226; et encore dans un ruisseau d'eau chaude près de Kerman (Perse) : Issel, *Catalogo dei Molluschi raccolti della Missione italiana in Persia*. (Mem. Accad. Sci. Torino, 2e série, t. XXIII, 1866, p. 398.)

(3) Barrois, *Rev. Biol. Nord*, t. VI, 1894, p. 252.

(4) Issel, *Saggio sulla fauna termale italiana*. (Loc. cit., respectivement pp. 65 et 72.)

(5) Dupuy, *Sur quelques Mollusques trouvés à Barbotan (Gers)*. (Journ. de Conch., t. XV, 1877, p. 7 du tiré à part.) — Gineste, *loc. cit.*, p. 182 (le maximum de température du bassin de Barbotan est même de 35°) (Ibid., p. 188.)

(6) Massot, *Énumération des Mollusques terrestres et fluviatiles vivants des Pyrénées orientales*. (Soc. Agric. Sci. et Litt. Pyrénées orientales [Perpignan], 1872, p. 81.) — Dupuy, *Catalogue des Mollusques terrestres et d'eau douce vivant à La Preste (Pyrénées orientales)*. (Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 1879.)

(7) Long, fide Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 76.

(8) Gineste, *loc. cit.*, p. 183.

(9) Boubée, fide Gineste, *loc. cit.*, p. 184.

Bythinella parreyssi, sources chaudes à Vöslau [1], 28° (la décharge de la source est entre 28° et 36°).

Neritina fluviatilis, var. *thermalis*, et *Ancylus fluviatilis* (var. *thermalis* ou *jani*), sources du Salut à Bagnères, de 25° à 27° [2].

Bythinella abbreviata, dans une source à 25°, Saint-Paul (Pyrénées) [3].

En résumé, une quinzaine d'espèces de Gastropodes vivent dans des eaux plus chaudes que 30° C. et peuvent supporter 46° et exceptionnellement 52°.

Ce sont *surtout* : des Hydrobiidae (*Bythinella* et formes voisines), *Neritina*, *Melania* et *Melanopsis*, et parmi les Pulmonés, *Limnaea peregra* et *Physa acuta*.

Au-dessus de 37° : *Neritina thermophila*, 52°; *Bythinella thermalis*, 42° à 46°; *Ostrea cucullata*, 42°; *Bythinella peraudieri*, 42°; *Bythinella nickliniana* et *Physa heterostropha* (voisin de *acuta*), jusqu'à 41° $^1/_9$; *Limnaea peregra*, jusqu'à 46°25; *Limnaea truncatula*, jusqu'à 42°5; *Melanopsis etrusca*, 41°; *Bythinella proteus*, 38°.

Au-dessous de 37° : *Bythinella (Tryonia) clathrata* et « *Fluminicola* » (voisin de *Bythinia*) *merriami*, 36° et une fraction; *Physa acuta*, jusqu'à 35°; *Melania tuberculata*, 32°; *Melanopsis praemorsa* et *M. jordanica*, 32°.

Enfin, dans des sources chaudes de température un peu inférieure à 30° ou de température non précisée, on a encore signalé les espèces suivantes (principalement Hydrobiidae) :

Bythinella (Paludinella) parreyssi, 28° ou davantage; *B. abbreviata*, 25°; *Thermhydrobia (Bythinella) zimigasensis*,

---

(1) Kobelt, *Catalog der im europaeischen Faunengebiet lebenden Binnenconchylien*. Cassel, 1871, p. 63.

(2) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 552. — Gineste, *loc. cit.*, p. 186.

(3) Braun, fide Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 520.

Zimigas, Sardaigne (Paulucci); *Bythinella uzzielliana* (Perse) (1); *Bythinella (Pseudamnicola) lucensis*, Lucques, eaux alcalines tant soit peu chaudes (2); *Melanopsis thermalis*, bassin du Danube (Hongrie); *M. doriae*, sources chaudes de Kerman (Perse) (3).

La plupart des formes des eaux chaudes sont eurythermes et susceptibles de supporter aussi des eaux très froides : *Limnaea peregra* en est un très bon exemple, dont on connaît une variété « *glacialis* » dans des sources froides; dans les eaux froides des montagnes, on rencontre encore des espèces de *Bythinella* (ou « *Vitrella* »), *B. dunkeri*, etc. En outre, la généralité de ces formes sont euryhalines en même temps que eurythermes, c'est-à-dire qu'elles sont tolérantes d'une façon très générale; par exemple :

Neritina existe dans la Baltique *(N. fluviatilis)* avec 1 et jusqu'à 1 $^1/_2$ $^o/_o$ de sel; dans le lac saumâtre de Stennes (Orcades) avec *Mya truncata* (4); dans la mer d'Aral et dans le lac salé Sary Kamych (au sud-ouest de la mer d'Aral) (*N. fluviatilis*); dans la Caspienne avec *Cardium edule*, etc. (*N. liturata*); dans la Méditerranée (*N. viridis* ou « *matoniana* »); diverses autres espèces aux Philippines, dans des eaux saumâtres ou même salées (*N. mortoniana*, *N. pulchella*, *N. panaensis*) (5); et dans les eaux saumâtres de l'Indo-Chine : *N. (Dostia) crepidularia* (6), etc.; *N. virginea* est très euryhalin, vivant à la fois dans la mer, dans l'eau douce et dans l'eau sursalée (7).

Limnaea peregra se rencontre dans la Baltique, dans l'étang

---

(1) ISSEL, *Catalogo dei Molluschi raccolti dalla Missione italiana in Persia*. (LOC. CIT., p. 403.)

(2) STEFANI, *Ann. Soc. Géol. Belg.*, t. XVIII, 1890-1891, p. 290.

(3) ISSEL, *Catalogo, etc.* (LOC. CIT., p. 400.)

(4) JEFFREYS, *British Conchology*, vol. III, 1865, p. 66.

(5) SEMPER, *Die natürliche Existenzbedingungen der Thiere*, Bd 1, 1880, p. 280.

(6) FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, p. 802.

(7) METCALF, Neritina virginea *variety minor*. (AMER. NATUR., vol. XXXVIII, 1904.)

salé de Berre [1], dans les lacs temporaires salés de la mer d'Aral [2], dans le lac d'Ossegor (p. 417), dans les fossés saumâtres près de la rivière Blyth [3].

Physa existe dans les eaux saumâtres : *P. fontinalis* [4]; *P. acuta*, étang saumâtre d'Ossegor et chotts d'Algérie [5].

Melania et *Melanopsis* se rencontrent dans les chotts du Nord de l'Afrique [6]; *Melania tuberculata* dans les lacs amers du canal de Suez, avec *Cardium edule* [7].

Les Hydrobiidae comprennent des formes d'eau saumâtre : *H. ulvae* des marais salants (jusque dans l'eau saturée) [8]; *Hydrobia* dans les chotts [9]; *Bythinia* dans la mer Baltique et la mer d'Aral, etc.

B. Basses températures : Divers Gastropodes et Lamellibranches peuvent être emprisonnés dans la glace et y subir impunément de basses températures. *Acmaea testudinalis* n'est pas tué dans la glace d'eau de mer (— 2°5 C.) [10]; *Limnaea auricularia*, pris dans un bloc de glace, y fut exposé à un froid très vif sans être tué [11]; *Paludina vivipara* et *Anodonta cygnea*,

---

(1) Gourret, *Les étangs saumâtres du Midi de la France.* (Ann. Mus. Marseille [Zool.], t. V, 1897.)

(2) Bateson, fide Cooke, *loc. cit.*, p. 84.

(3) Cooper, *Journ. of Conch.*, vol. XIII, 1910, p. 14.

(4) Parke, Physa fontinalis *in brackish water.* (Zoologist, vol. XXI, 1863.)

(5) Coutagne, *Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci.*, session de La Rochelle (1882), p. 543, 1883.

(6) Tournouer, *Sur quelques coquilles marines recueillies par divers explorateurs dans la région des chotts sahariens.* (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., session de Paris, [1876], p. 4.) — Blanchard, *Résultats d'une excursion zoologique en Algérie.* (Mém. Soc. Zool. France, t. IV, 1891 [*Melanopsis*].)

(7) Tournouer, *loc. cit.*, p. 4.

(8) Ferronnière, *Études biologiques sur les faunes supralittorales de la Loire-Inférieure.* (Bull. Soc. Sci. nat. Ouest France, 1901, p. 72.)

(9) Blanchard, *loc. cit.*, 1891.

(10) Willcox, *Biology of* Acmaea testudinalis. (Amer. Natur., vol. XXXIX, 1905, p. 325.)

(11) Garnier, *Bull. Soc. Linn. Nord (Abbeville)*, t. I, 1840, p. 150.

dans la glace, supportèrent impunément — 5° C. (1) ; il a même été constaté que des *Anodonta* et leurs embryons incubés dans les branchies peuvent être congelés deux fois successivement sans souffrir (2) ; des individus de *Cyclas cornea* résistent à — 6° et même à — 10° (3).

D'autre part, *Limnaea stagnalis* et *Planorbis corneus* meurent à une température de — 7°, et *Helix hispida* à — 8° (4) ; les autres *Helix* ne périssent par la gelée que vers — 10° seulement (5). Et à ces froids intenses où *H. aspersa* et *H. nemoralis* sont tués, *Hyalinia cellaria* résiste encore (6). *Arion empiricorum* aussi résiste mieux que les *Helix* à de basses températures (7).

Cependant, des hivers rigoureux ont pu détruire des quantités de Mollusques, par exemple celui de 1820 qui fit disparaître complètement un banc d'Huîtres en Zélande, et celui de 1890-1891 qui tua également des millions d'Huîtres de Whitstable, l'eau de mer ayant atteint son point de congélation (8) ; et par un autre hiver froid, dans les États méridionaux de l'Amérique du Nord, une espèce de *Helicina* fut décimée (9) ; enfin, les larves de divers Gastropodes marins sont tuées à — 3° (10). De sorte que les expériences de Pictet, souvent rapportées et d'après

---

(1) Joly, *Comptes rendus Acad. Sci. Paris*, 1842, p. 460 ; et *Note sur des* Anodonta cygnea *et des* Paludina vivipara *qui ont résisté à la congélation*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 3e série, t. III, 1845, p. 373.)

(2) Latter, *Notes on* Anodonta *and* Unio. (Proc. Zool. Soc. London, 1891.)

(3) Korschelt, *Ueber das Verhalten verschiedener Wirbelloser Tiere gegen niedere Temperaturen*. (Zool. Anz., Bd XLV, 1914, p. 116.)

(4) Roedel, *Ueber das vitale Temperaturminimum wirbelloser Thiere*. Halle a. S., 1881, pp. 13 et 14.

(5) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. I, p. 116 ; confirmé par Roedel (*loc. cit.*, p. 14) pour *H. pomatia*, tué par - 10°.

(6) Van den Broeck, *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t. VI, 1870, p. 4.

(7) Pouchet, *Recherches expérimentales sur la congélation des animaux*. (Journ. Anat. et Physiol., t. III, 1866.)

(8) Cooke, *Molluscs*. (Cambridge Natural History, vol. III, p. 112.)

(9) Cooke, *loc. cit.*, p. 24.

(10) Pelseneer, *Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines*. (Bull. Acad. Sci. Belg., 1901, p. 284 [*Polycera, Eolis*].)

lesquelles l'Escargot pourrait résister pendant des heures à — 120°, demandent encore confirmation, bien qu'elles aient été faites avec refroidissement et réchauffement progressifs ([1]).

11° Action sur la vitesse de maturation des œufs. — Chez *Lottia* (Docoglosse), la maturation a lieu deux fois plus vite à 18° qu'à 8° ([2]).

12° Action sur la rapidité du développement embryonnaire. — Cet effet a déjà été observé depuis assez longtemps dans bien des groupes zoologiques; il se manifeste également chez les Mollusques, où il a été surtout constaté en détail pour les Pulmonés et les Opisthobranches :

a) Opisthobranches « Ptéropodes » : « En élevant artificiellement la température de l'eau en hiver, les larves prennent leur développement en peu de jours, au lieu d'y mettre un mois ou davantage ([3]) ». *Aplysia limacina*, à 20°, achève son développement en 12 jours; de 23° à 25°, en 8 jours; *A. punctata*, à 11°, en 25 à 30 jours; à 12°, en 22 jours; à 14°, en 19 jours ([4]); chez *Tergipes edwardsi*, la durée du développement est très différente suivant la saison : la saison froide le retarde beaucoup ([5]); *Eolis, Doris, Dendronotus* éclosent en Norvège au bout d'un mois ([6]); les mêmes espèces des

---

([1]) Pictet, *De l'emploi méthodique des basses températures en biologie.* (Comptes rendus 76e Session Soc. helvét. Sci. nat., 1893.)

([2]) Loeb, *On chemical methods.* (Univ. of California Public. [Physiol.], vol. III, 1905, p. 3.)

([3]) Fol, *Sur le développement des Ptéropodes.* (Arch. Zool. expér., 1re série, t. IV, 1875, p. 12.)

([4]) Carazzi, *L'embryologia dell'* Aplysia. (Archiv. d'Anat. ed Embryol., vol. IV e V, 1906, p. 241.)

([5]) Von Nordmann, *Essai d'une monographie du* Tergipes Edwardsii. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 3e série, t. V, 1846, p. 144.)

([6]) Sars, *Arch. f. Naturgesch.*, 1845, p. 205.

mêmes genres, dans la Manche, ne mettent à éclore que de 10 à 15 jours; la température de l'eau au commencement du printemps y est respectivement de 5° à 6° et de 10° à 12° [1]; chez *Doto coronata*, la segmentation prend trois fois plus de temps au printemps que plus tard avec une température plus chaude [2]; chez *Doris bilamellata*, l'éclosion est plus précoce dans la saison chaude; chez *Cenia cocksi*, il faut, pour achever le développement, un quart de temps en plus en mars-avril qu'en juillet [3].

b) Pulmonés : D'une façon générale, leurs œufs, pondus en mai ou juin, mettent 15 à 20 jours pour éclore; en octobre ou novembre, il faut deux ou trois fois davantage (dans le Boulonnais, où la température a alors une dizaine de degrés en moins) [4]; chez *Helix aspersa*, l'éclosion en année très chaude demande seulement 17 jours [5] ou même 15 (observations personnelles); de même pour *H. pomatia*, suivant la saison, le développement prend de 20 à 30 jours [6]. Les œufs de *Arion ater (empiricorum)*, par temps chaud et humide, éclosent au bout de 40 jours; par temps froid et sec, au bout de 74 jours [7]. Pour *Agriolimax agrestis*, la température a une profonde influence sur la vitesse de segmentation des œufs et conséquemment sur la rapidité du

---

(1) Dickson, *Circulation of the surface waters of the North Atlantic Ocean.* (Phil. Trans. Roy. Soc. London, série A, vol. CXCVI, 1901, pl. III.)

(2) Rabl, *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel.* (Jen. Zeitschr., Bd XI, 1876, p. 310.)

(3) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (Loc. cit., p. 125.)

(4) Bouchard-Chantereaux, *Observations sur les mœurs de divers Mollusques terrestres et fluviatiles dans le département du Pas-de-Calais.* (Ann. Sci. nat. [Zool.], 2e série, t. XI, 1839, p. 303 [ou dans le « Catalogue » du même auteur, *loc. cit.*, p. 152].)

(5) Cooke, *Molluscs.* (Cambridge Natural History, vol. III, p. 43.)

(6) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 181.

(7) Wotton, *The life history of* Arion ater. (Journ. of Conch., vol. VII, 1893, pp. 158 et suiv.)

développement; les basses températures exercent une action retardatrice ([1]). Chez *Limnaea peregra (ovata)*, la durée du développement est « en raison de la température, de sorte qu'en été ce développement est extrêmement rapide, tandis qu'il est très lent au premier printemps » ([2]); pour *L. stagnalis*, l'éclosion est beaucoup activée par l'action de la chaleur solaire ([3]), les durées extrêmes du développement pouvant être de 15 jours seulement en été et de 40 jours en novembre ([4]); chez *Physa acuta*, elle a lieu au bout d'une vingtaine de jours, et d'une quinzaine seulement dans les pays chauds ([5]); pour *P. fontinalis*, l'éclosion demande 30 jours lors d'un printemps froid, 15 jours en juin ([6]).

c) Et là où l'on y fait attention, la même chose s'observe pour les Streptoneures; exemples : chez *Paludina vivipara*, dans les eaux plus chaudes, le développement est nettement plus rapide que là où la température de l'eau est plus basse ([7]); chez *Purpura lapillus* également, l'éclosion est plus précoce en saison chaude ([8]).

([1]) KOFOID, *On the early development of* Limax. (BULL. MUS. COMP. ZOOL., vol. XXVII, 1895, p. 44.)

([2]) DUMORTIER, *Mémoire sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes*. (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 2e série, t. VIII, 1837, p. 131.)

([3]) HOGG, *Observations on the Development and Growth of the Water-Snail* (Limnaeus stagnalis). (TRANS. MICROSCOP. SOC., vol. II, 1854, p. 94 : « In warm weather the eggs arrive at maturity in a much shorter time, especially when exposed to the light and warmth of the sun ».)

([4]) LEREBOULLET, *Recherches d'embryologie comparée*, 3e partie. *Embryologie du* Lymnaeus stagnalis. (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 4e série, t. XVIII, 1862, p. 192 [de 18 à 40 jours].) — VIGNAL, *Quelques observations sur les* Limnaea stagnalis *Linné*. (FEUILLE JEUNES NATUR., 5e série, 41e année, 1911, p. 158 [ponte déposée en juillet, éclosion après 15 jours ; ponte déposée en avril, éclosion après 22 jours].)

([5]) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. II, p. 454.

([6]) WIERZEJSKI, *Embryologie von* Physa fontinalis *L.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXXXIII, 1905, p. 518.)

([7]) TÖNNIGES, *Die Bildung des Mesoderms bei* Paludina vivipara. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LXI, 1896, p. 542.)

([8]) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 125.

Une température trop basse ou trop élevée contrarie, ralentit ou suspend et arrête le développement des Mollusques :

a) Température trop élevée : par exemple *Sepia officinalis, Lacuna pallidula, Lamellaria perspicua, Polycera ocellata, Eolis coronata, Hermaea bifida, Pholas candida* voient leur évolution arrêtée à 30° ou 31°; *Patella vulgata, Littorina rudis, Cenia cocksi* à 36° ou 37° (1).

b) Température trop basse : *Ostrea edulis*, espèce méridionale introduite dans la région boréale, pond pendant les mois chauds; et si la température n'arrive pas à plus de 20°, les larves y perdent la faculté de se fixer (2); le développement de *Limnaea peregra (ovata)* est arrêté (embryons tués) à — 4°4 (3); enfin diverses espèces dont les pontes sont toujours sous l'eau voient leurs larves tuées par des températures basses auxquelles résistent des espèces dont les pontes sont exposées entre les limites des marées à des variations de température plus amples (*Polycera ocellata* et *Eolis coronata* ont leurs larves tuées à — 3°, où résistent celles de *Littorina obtusata* et de *Patella vulgata*) (4).

Il en est donc du développement embryonnaire comme d'autres phénomènes physico-chimiques; il est activé par l'élévation de la température dans les limites d'un minimum et d'un maximum.

Quelques observations faites jadis d'une façon sommaire, chez les Mollusques, autorisaient déjà à formuler cette conclusion, bien qu'il n'y ait pas eu de mesures faites dans la généralité des

---

(1) PELSENEER, *Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines*. (BULL. ACAD. BELG., 1901, pp. 282 et 283, 1901.)

(2) APPELLÖF, *Ueber die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen*. (VERH. VIII INTERN. ZOOL. KONGR., 1912, p. 307.)

(3) PELSENEER, *Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines*. (LOC. CIT., p. 287.)

(4) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 284.

cas. Mais quelques-unes de ces observations ont été accompagnées de mesures ou bien leurs indications permettent d'en faire après coup (d'après la connaissance de la température moyenne pour le lieu et l'époque de l'année dont il s'agit) ; et d'après celles-là, il est visible qu'il faut pour le développement d'une espèce déterminée, jusqu'à l'éclosion, un nombre déterminé de « degrés-jours » (produit de la température moyenne par le nombre de jours).

Cette notion de degrés-jours est d'ailleurs utilisée par les éleveurs [1], par les pisciculteurs, etc. (et, d'après ces derniers, il faut pour le saumon environ 408 degrés-jours, soit 51 jours à 8°).

Ainsi pour *Aplysia punctata*, il faut environ 270 degrés-jours, puisque, d'après Carazzi, l'éclosion a lieu en 25 jours à 11°, en 22 jours à 12°, en 19 jours à 14°. Pour les espèces communes d'Éolidiens, il faut environ 180 degrés-jours, puisque d'après Sars, ils éclosent en Norvège au bout de 30 jours, que les observations faites dans la Manche à la même saison donnent 15 jours et que les températures respectives de l'eau de mer y sont 6° et 12° (p. 510). Enfin, parmi les Pulmonés d'eau douce, *Limnaea stagnalis* exige environ 280 degrés-jours, puisque, d'après Lereboullet, cette espèce éclôt en plein été au bout de 18 jours et en 40 au mois de novembre (les températures moyennes respectives étant 16° et 7°) [2].

---

[1] De Gasparin, *Cours d'agriculture*, 1re édit., t. III, 1843-1849, p. 461 (756 degrés-jours pour le poulet [21 fois 36°]).

[2] Cette conception de la somme de chaleur nécessaire à l'accomplissement d'un phénomène physiologique a déjà été introduite et traitée pour les organismes terrestres, par Merriam (*Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants* (Nat. Geogr. Magas., vol. VI, 1894); cet auteur, établissant l'importance pour la distribution de la vie, de la température à la période de croissance et de l'activité reproductrice (limitée dans les pays non tropicaux), arrivait à cette formule : « Le même stade de végétation est atteint chaque année, quand la somme des températures moyennes journalières atteint la même valeur » (p. 231).

13° ACTION SUR LA CROISSANCE ET LA TAILLE. — Il y a, d'une façon générale, réduction de la taille par le froid ; au contraire, l'élévation de la température favorise la croissance; chez diverses espèces terrestres et fluviatiles. il y a « croissance plus grande en été qu'en automne (1) » ; chez *Limnaea stagnalis*, un printemps froid (1883, neige et variations de température) est cause d'une croissance discontinue et conséquemment d'une taille moindre; par contre, un printemps plus chaud et égal (1890) détermine une croissance régulière et continue et une plus grande taille (2).

Il en est de même pour la généralité des Pulmonés terrestres : *Stenogyra (Rumina) decollata* est énorme en Algérie et de moindre volume dans les pays plus froids (3) ; *Helix aspersa* est plus grand en Algérie qu'en France (4), ainsi que *H. vermiculata*, *H. lactea*, *H. acuta*, *Leucochroa candidissima*, *Limnaea auricularia* (5) ; *Leucochroa candidissima* atteint 20 à 30 millimètres en Algérie, tandis qu'en France, à la troisième génération, sa taille arrive à 10 ou 12 millimètres.

Sur les montagnes, où la température est plus basse, les divers Pulmonés aquatiques ont une coquille plus petite (6) : *Limnaea peregra* des lacs des Pyrénées et des Alpes, par exemple ; *L. auricularia* des eaux froides des Alpes est adulte avec une coquille à quatre tours au lieu de cinq (7) ; dans le ruisseau froid (8° à 10° en été) de Saint-Germain-Laval (Loire), *L. peregra*, *L. palustris* et *Planorbis rotundatus* n'ont que le tiers de leur grosseur normale (8). Au contraire, près d'Oppeln,

(1) BOUCHARD-CHANTEREAUX, *loc. cit.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 2e série, t. XI, 1839, p. 307.)

(2) ROEBUCK and BUTTEREL, fide TAYLOR, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 83.

(3) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. II, p. 313.

(4) TAYLOR, *loc. cit.*, t. I, p. 84.

(5) LOCARD, *L'influence du milieu sur le développement des Mollusques.* (MÉM. SOC. AGRICULT. LYON, [1891], p. 69, 1892.)

(6) MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 338.

(7) BROT, fide LOCARD, *loc. cit.*, 1892, p. 70.

(8) RAJAT et PÉJU, *Relations entre les variations de forme et de taille des Mollusques aquatiques et la température du milieu ambiant.* (COMPTES RENDUS ASSOC. FRANÇ. AVANC. SCI., session de Lyon, 1907, p. 563.)

dans un bras mort de l'Oder, chauffé par l'eau de condensation d'usines et dont la température en hiver ne descend jamais sous 5° C., *Physa acuta* est représenté par une variation « *thermalis* » à coquille grande et épaisse (1).

De même, des espèces marines ayant une distribution bathymétrique étendue se montrent plus petites dans la profondeur, où la température est plus basse; exemples : *Pecten opercularis*, par 1,000 mètres, mesure seulement 10 millimètres, et vers la surface, à la même latitude, il atteint jusqu'à 45 millimètres (2)

Mais une température très élevée peut produire, à ce point de vue, le même résultat qu'une très basse température. *Limnaea peregra* qui est plus petit dans les lacs froids de montagne, est nain également dans les sources thermales (3), et ses variétés *thermalis* (des sources chaudes) et *glacialis* (des sources froides) sont également petites (4); la forme *thermalis*, petite dans l'eau à 25°, est même déjà plus grande dans les eaux moins chaudes des thermes (5); et ce même *L. peregra*, dans les eaux chaudes de machine, à 29°, à Burnley, est de taille plus petite, et plus petite dans des eaux analogues à 36°6 d'un réservoir de condensation, à Cheadle (6); enfin, dans des eaux à 25°, à Lyon, *L. peregra (vulgaris)* est de moitié plus petit que dans une eau normale (7). Dans les eaux chaudes de l'Amérique du Nord, on a constaté encore une « depauperation in the *Limnaea* in coïncidence with high thermal conditions (8) ».

Physa acuta, dans des eaux à 35°, à Rochefort, est très

---

(1) Boettger, *Beiträge zur Kenntniss der Molluskenfauna Schlesiens*. (Nachr. bl. d. d. Malakoz. Gesellsch., Bd XLV, 1913.)

(2) Locard, *loc. cit.*, 1892, p. 83.

(3) Hazay, *Mollusken-Fauna von Budapest*. (Malak. Bl., 2e série, Bd III, 1881, p. 7 [sources thermales des environs de Budapest].)

(4) Taylor, *loc. cit.*, t. I, p. 76.

(5) Gineste, *loc. cit.*, p. 183.

(6) Respectivement Long et Masefield, fide Taylor, *loc. cit.*, p. 77.

(7) Locard, *loc. cit.*, 1892, p. 71.

(8) Stearns, *The fossil fresh-water shells of the Colorado Desert, their distribution, environment, and variation*. (Proc. U. S. nat. Museum, vol. XXIV, 1901, p. 288.)

exigu [1]; de même *P.* « *laslei* » (probablement *P. fontinalis*), dans des ruisseaux d'eau chaude provenant de machines, présente à 20°, une taille de 10 à 16 millimètres; à 23°, de 9 à 6 millimètres; à 25°, de 6 à 4 millimètres, donc d'autant plus petite que l'eau est plus chaude [2].

Dans ces divers cas de réduction de taille, on peut être trompé et croire à des phénomènes de pédogenèse qui ne sont qu'apparents, ces petits individus étant parfaitement adultes.

Ces multiples constatations ont été confirmées expérimentalement chez *Limnaea stagnalis*, où il a été reconnu qu'en dessous de 12° il n'y a pas de croissance, et qu'elle est faible de 12° à 15°, tandis que l'optimum est à 25° [3], conséquemment qu'à des températures plus élevées la croissance se réduit de nouveau.

D'autre part, la constance d'une température régulière favorise une croissance continue et par conséquent l'acquisition d'une taille plus considérable, contrairement à une température plus variable, même avec une période temporaire plus chaude. C'est ainsi que les espèces marines septentrionales sont plus petites vers la limite méridionale de leur aire de dispersion : « British shells into the Mediterranean diminish in size [4] »; *Natica clausa* possède dans les districts arctiques élevés, non atteints par le Gulf Stream, une plus grande taille, et dans les aires plus chaudes devient plus petit ou donne naissance à des formes naines [5]; il ressort d'indications des ouvrages de conchyliologie que bien des espèces se comportent de la même

---

(1) Regelsperger, *Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci.*, session de La Rochelle (1882), p. 525, 1883.

(2) Rajat et Péju, *Relations entre les variations de forme et de taille des Mollusques aquatiques et la température du milieu ambiant.* (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., session de Lyon [1907], p. 563.)

(3) Semper, *Die natürliche Existenzbedingungen der Thiere*, Bd I, p. 133.

(4) Jeffreys, *Remarks on Mr. M. Andrew's « Note on the comparative size of marine Mollusca in various Latitudes of the Europaean Seas ».* (Ann. Mag. Nat. Hist., 3e série, vol. V, 1860, p. 197.)

(5) Odhner, *Northern and arctic Invertebrata in the Collection of the swedish State Museum. VI. Prosobranchia Semiproboscidea.* (K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd L, n° 5, 1913, p. 22.)

façon : *Venus verrucosa,* plus grand en Grande-Bretagne qu'à Gibraltar et surtout aux Canaries; *Astarte sulcata,* également plus grand en Grande-Bretagne qu'à Gibraltar; *Arca pectunculoides* (ou *raridentata*), plus grand en Norvège qu'aux Hébrides et surtout à Gibraltar ; *Scalaria turtonae,* plus grand en Grande-Bretagne que dans la Méditerranée ; *Trochus cinerarius,* plus grand en Norvège que partout plus au Sud.

14° Action sur la rapidité de la régénération. — *a*) La régénération complète de l'épithélium s'accomplit en 64 jours (ou plus), chez les *Helix,* en février, et en 29 jours en juin ([1]).

b) La régénération de la coquille est plus lente à 15° qu'à 25°; elle est plus rapide à 20° qu'à 15°, mais beaucoup moins rapide à 20° qu'à 25° ([2]).

c) Celle du stylet cristallin de *Mya arenaria,* plus rapide en été qu'en hiver ([3]).

15° Action sur l'épaisseur de la coquille. — Pour les *Helix,* en général, et pour les *Leucochroa, Xerophyla,* etc., notamment, les rayons solaires produisent une plus grande épaisseur de la coquille, qui est d'autant plus épaisse que le climat est plus sec ([4]), de sorte qu'il y a ici deux facteurs (chaleur et sécheresse) qui agissent simultanément ; au Maroc (Fez), la coquille de *H. pomatia* est très épaisse, comparée à celle des individus anglais ([5]) ; la coquille de *Cerion glans* est également d'autant plus épaisse qu'il est plus exposé à la chaleur ([6]).

([1]) Carrière, *Studien über die Regenerationserscheinungen bei Wirbellosen.* I. *Die Regeneration bei den Pulmonaten.* Würzburg, 1880, p. 22.

([2]) Desroche, *Régénération de la coquille chez les Gastéropodes aquatiques.* Paris, 1907, pp. 8 et 9.

([3]) Edmonson, *The reformation of the crystalline style in* Mya arenaria *after extraction.* (Journ. exper. Zool., vol. XXX, 1920, p. 259.)

([4]) von Martens, in Albers, *Die Heliciden nach natürlicher Verwandtschaft systematisch geordnet.* Leipzig, 2e édit., 1860, pp. 4 et 5.

([5]) Cooke, *Molluscs.* (Loc. cit., p. 25.)

([6]) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken.* (Loc. cit., p. 447.)

Pour les Pulmonés aquatiques, on peut citer l'exemple de *Physa acuta* : près d'Oppeln, dans un bras mort de l'Oder, chauffé par l'eau de condensation d'usines et dont la température ne descend jamais en plein hiver au-dessous de 5° C., la coquille y est grande et *épaisse* (1). On a d'ailleurs déjà mis en lumière l'influence de la chaleur sur la sécrétion du calcaire en général; celle-ci augmente avec la température chez les animaux marins (2).

Mais comme pour la taille, l'excès de chaleur contrarie aussi l'épaississement; par exemple *Physa acuta*, var. *thermalis*, de Barbotan (31°), a la coquille très mince et fragile (3); *Limnaea stagnalis* du réservoir condensateur de Cheadle, dont l'eau atteignait 36°6, était petite et *mince* (4); la variété *thermalis* de *L. auricularia*, dans des sources de 29° à 37°, a la coquille plus petite et plus mince (5); et chez *L. peregra*, les variétés *thermalis* (sources chaudes) et *glacialis* (sources froides) sont également minces et petites (6); c'est-à-dire qu'ici encore les extrêmes dans les deux sens produisent un effet analogue.

16° Action sur la couleur. — La température, soit par suite de la latitude, soit par suite de l'altidude, cause des variations dans la pigmentation des Mollusques, aussi bien pour les téguments proprement dits que pour la coquille. D'une façon générale, le froid contrarie le développement des pigments colorés, surtout du rouge, et favorise soit le pâlissement, soit le développement du pigment noir. C'est ainsi que :

a) D'une part, à propos des téguments des Pulmonés, *Limax cinereo-niger*, race du Nord de *L. maximus*, est souvent tout

---

(1) Boettger, *Beiträge zur Kenntniss der Molluskenfauna Schlesiens*. (Loc. cit., 1913.)

(2) Murray and Irvine, *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. XVII, 1889, p. 79.

(3) Dupuy, *Sur quelques Mollusques trouvés à Barbotan*. (Journ. de Conch., t. V, 1877 [p. 7 du tirage à part].)

(4) Masefield, *loc. cit.* (Trans. North Staff. Nat. Field Club, 1896.)

(5) Weber, *Ueber Binnenmollusken aus Ost-Turkestan, Kashmir und West-Tibet*. (Zool. Jahr. [Syst.], Bd XXIX, 1910, pp. 302-303.)

(6) Taylor, *Journ. of Conch.*, vol. VI, p. 284, et *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 76.

noir, tandis qu'en Italie l'espèce est brillamment colorée (1); *L. marginatus*, dans le Nord, le Nord-Ouest de la Grande-Bretagne et dans les montagnes, est plus sombre, perdant les couleurs qui résultent d'une station plus chaude (2); *L. agrestis* se montre plus foncé en automne qu'en été (3); de même, chez *Succinea putris*, la saison froide fonce la couleur des tégu-

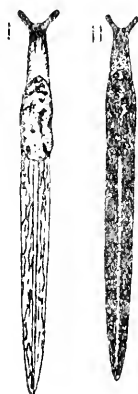


Fig. 270. — *Limax (Amalia) gracilis* : I, individu élevé à une température constante de 25°, vue dorsale; II, individu élevé à une température constante de 10°, vue dorsale. — D'après Babor.

ments (4); pour *Arion ater* comme pour *Limax maximus*, la chaleur empêche le dépôt du pigment noir dont les basses températures favorisent le développement (5); enfin, il a été montré expérimentalement que *Amalia gracilis*, jaune-brun clair par une température constante de 25°, devient mélanique par une température constante de 10° seulement (6) (fig. 270).

---

(1) Taylor, *Journ. of Conch.*, vol. V, p. 300.

(2) Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 320.

(3) Norman, fide Taylor, *loc. cit.*, p. 329.

(4) Rieper, *Studien an* Succinea. (Ann. Soc. Zool. et Malac. Belg., t. XLII, 1912, p. 157.)

(5) Simroth, *Ueber die Abhängigkheit der Schneckenbildung vom Klima.* (Biol. Centrabl., Bd XXI, 1901.)

(6) Babor, *Doplnky k Znamostem o Ceskyon Slimacich.* (Vestnik Kral. Ceské Spolecnosti Nauk, Trida math. prorodov., 1894, p. 16.)

b) D'autre part, pour la coquille elle-même, il est reconnu que le froid peut la pâlir (1); *Helix nemoralis* et *H. hortensis* sont moins colorés en Suède et plus colorés dans le Sud de l'Allemagne (2); et l'on a signalé plusieurs fois l'abondance de formes albines après les étés froids, humides et peu ensoleillés (3). Quant aux coquilles marines de la côte ouest de l'Amérique du Sud, elles sont noires dans de nombreux genres (4); or, on sait que jusque vers l'Équateur, la température superficielle de l'eau de mer y est de 2°, 3° et même 4° inférieure à la moyenne générale pour les mêmes latitudes (5).

Un fait bien connu aussi (et qui a été signalé par plusieurs auteurs : Forbes, etc.) est que les Mollusques marins septentrionaux, à la limite méridionale de leur habitat ou dans les mers peu profondes, varient et prennent des couleurs plus brillantes que celles de la même espèce vivant plus au nord ou à de plus grandes profondeurs.

17° Action sur la forme de la coquille. — On constate que, sous l'influence du froid, la spire chez certaines espèces de Pulmonés devient plus allongée (6); il a été signalé que *Helix pomatia* des montagnes d'Auvergne a la spire plus conique que

---

(1) Coutagne, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce.* (Loc. cit., 1883, p. 550.)

(2) Clessin, *Ueber Missbildungen der Mollusken und ihrer Gehäuse.* (22 Jahresber. nat. h st. Ver. Augsburg, 1873, pp. 42 et 43.)

(3) Hartmann, *Erd- und Süsswasser-Gasteropoden der Schweitz*, 1844, p. xvii. — Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 92.

(4) Fischer, *Remarques sur la coloration générale des coquilles de la côte occidentale d'Amérique.* (Journ. de Conch., t. XXIII, 1875, pp. 105 à 112.)

(5) Koppen, *Temperaturanomalie der Meeresoberflache.* (Peterm. Mitth., 1898, p. 258, pl. XIX.)

(6) Bourguignat, fide Thomas (qui confirme la chose). *Forme ancestrale de l'*Helix candida. (Bull. Soc. Sci. Nancy, 2e série, t. IX, 1887, p. 7.)

dans la plaine [1]; et différentes autres constatations analogues faites sur les hauteurs paraissent devoir être rapportées à l'action de la basse température qui y règne (voir plus loin : 5. Altitude).

Enfin, les deux cas suivants sont encore des exemples de l'action de la chaleur sur la forme (il s'agit de mares ou réservoirs d'eau maintenue à une température au-dessus de la normale par l'arrivée d'eau de condensation des vapeurs d'une machine) : dans un réservoir de ce genre, à Swansea, tous les *Planorbis marginatus* avaient une tendance à prendre la forme scalaroïde; et dans une semblable mare de minoterie à Rochdale, il y avait abondance de la même monstruosité dans les mêmes conditions [2].

18° Action sur l'acquisition de l'incubation et de la viviparité. — Les basses températures déterminent fréquemment l'incubation et la viviparité; par exemple :

a) Dans les formes subpolaires, telles que *Hemiarthrum setulosum* parmi les Amphineures; *Modiolarca, Lasaea, Pseudokellya, Venericardia, Anatina elliptica* et *Adacnarca nitens* parmi les Lamellibranches [3].

b) Dans les formes abyssales, *Philobrya* et *Isoconcha* parmi les Lamellibranches [4]; *Limacina helicoides* parmi les « Ptéro-

---

(1) Bouillet, *Catalogue des espèces et variétés de Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans la haute et la basse Auvergne*. Clermont-Ferrand, 1836.

(2) Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. 1, p. 117.

(3) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches) du voyage du S. Y. Belgica*, 1903, p. 51.) — Burne, *Anatomy of the Pelecypoda*. (Brit. Antarct. [Terra Nova] Exped., 1910, Nat. Hist. Rep., zool., vol. I, 1920, p. 255). Le phénomène a été observé encore dans des Alcyonaires, Actinies, Échinodermes, Némertiens et Annélides subantarctiques.

(4) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique), 1911, p. 48.

podes » Thécosomes (¹) ; *Holomenia gravida* parmi les Amphineures (²).

c) De même dans des Gastropodes Pulmonés spéciaux aux régions élevées où règnent également de basses températures (formes « alpicoles ») ; par exemple *Helix (Pyramidula) rupestris* (³) (de 1,000 à 2,000 mètres); *H. (Acanthinula) lamellata* Jeffreys (ou *H. harpa* Say) (jusqu'à 2,100 mètres) (⁴) ; l'oviparité et la viviparité pouvant apparaître dans une même espèce, suivant qu'elle habite la plaine (plus chaude) ou la région montagneuse (plus froide) : *Patula strigosa* (ou *cooperi*), vivipare sur les Montagnes Rocheuses, ovipare dans les États de l'Est (⁵).

Parmi les divers phénomènes physiologiques rapportés ci-dessus, il en est un certain nombre (notamment perte de poids pendant le sommeil hibernal, pulsations du cœur, maturation des œufs, éclosion de ces derniers, etc.) qui suivent avec une approximation très notable la règle de Van 't Hoff, que l'élévation de la température de 10° double ou triple la vitesse des réactions (⁶) ; ce qui n'a rien d'étonnant, ces différents phénomènes étant eux-mêmes d'ordre chimique (respiration, oxydation, assimilation, etc.) ou bien ayant un phénomène chimique à leur origine.

---

(1) BONNEVIE, *Pteropoda*. (REP. SCI. RESULTS « MICHAEL SARS » EXPEDIT., vol. III, part I, 1913, p. 13 [de 500 à 1,000 mètres].)

(2) HEATH, *The Solenogastres*. (MEM. MUS. COMPAR. ZOOL., vol. XLV, 1911, p. 150 [418 mètres].)

(3) MOQUIN-TANDON, *Observations sur trois Gastéropodes ovovivipares*. (JOURN. DE CONCH., t. IV, 1853, p. 226; confirmé par Weinland [1878] et par Collier [1889].)

(4) MORSE, *Observations on the terrestrial Pulmonifera of Maine and Catalogue of all the species of terrestrial and fluviatile Mollusca in the State*. (JOURN. PORTLAND SOC. NAT. HIST., vol. I, 1864.)

(5) PILSBRY, fide SIMROTH, *Mollusca*. (BRONN'S TIERREICH, Bd III, teil 3 [Pulmonés], p. 637.)

(6) VAN 'T HOFF, *Chemische Dynamik*, p. 225.

3. — Lumière.

Elle a une influence manifeste sur plusieurs phénomènes et notamment sur la production et la multiplication de certains pigments ([1]).

1° Pigmentation par la lumière. — *a*) Dans *Ostrea*, en quinze jours, l'épithélium du manteau et de la branchie se pigmente quand la valve supérieure est enlevée ([2]).

b) Dans de nombreux Lamellibranches, les parties qui peuvent sortir de la coquille ou qui reçoivent plus facilement les rayons lumineux quand la coquille est entr'ouverte (siphons, bords du manteau, surtout postérieur dans les Monomyaires, et même la partie postérieure de la branchie) sont seules pigmentées : Arcacés, Aviculacés, ainsi que la partie antérieure du pied (celle seulement qui peut faire saillie hors de la coquille) : *Cardium*, *Cardita*, certains Veneridae : *Venus affinis* ([3]).

c) Les *Pholas dactylus* qui vivent dans les eaux peu profondes et fortement éclairées sont beaucoup plus pigmentés ([4]).

d) L'expérience typique faite sur *Lithodomus lithophagus* (espèce perforante) le démontre à l'évidence; les individus profondément enfoncés dans la roche manquent de pigment, sauf

---

([1]) Faussek (*Ueber die Ablagerung des Pigmentes bei* Mytilus [Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXV, 1896, p. 119]) n'admet cependant pas cette influence et attribue la pigmentation à l'influence de l'oxygène et son progrès à la durée de l'aération.

([2]) Schiedt, in Ryder, *Diffuse pigmentation of the epidermis of the Oyster due to prolonged exposure to the light*. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1892, p. 350.) — Schiedt, *Some phenomena of animal pigmentation*. (Amer. Journ. Physiol., vol. X, 1904 : *Ostrea edulis* et *O. virginiana*.)

([3]) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique), pl. XX, fig. 31.

([4]) Dubois, *Recherches sur la Pourpre et sur quelques autres pigments animaux*. (Arch. Zool. expér., 5e série, t. II, 1909, p. 567.)

au bord du siphon et à la pointe extrême du pied (fig. 271, I); un individu exposé librement à la lumière, pendant presque un an, a eu finalement les parties antérieure et postérieure fortement pigmentées, ventralement et dorsalement [1] (fig. 271, II).

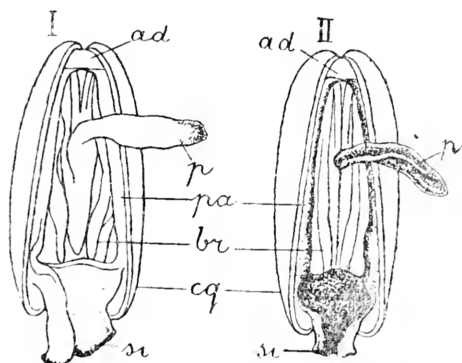


Fig. 271. — *Lithodomus lithophagus*, vu ventralement : I, individu profondément enfoncé à l'intérieur de la roche et dont seulement l'extrémité libre du pied et des siphons sont faiblement pigmentées; II, individu ayant été pendant près d'un an exposé à la lumière et montrant la pigmentation intense de tout le pied, du bord du manteau et des siphons. *ad*, adducteurs; *br*, branchies; *cq*, coquille; *p*, pied; *pa*, manteau; *si*, siphons. — D'après List.

2° Dépigmentation par l'absence de lumière. — *a*) Petit nombre ou même absence d'yeux palléaux au côté inférieur du manteau des Pectinidae (pp. 282 et 456).

b) Yeux branchiaux présents des deux côtés de la larve errante de *Meleagrina margaritifera* et de *Anomia ephippium*, mais perdus à droite chez l'adulte fixé sur ce côté [2].

---

(1) List, *Ueber den Einfluss des Lichtes.* (Arch. Entwickl.-Mech., Bd VIII, 1899, p. 631, pl. XVI, fig. 2.)

(2) Pelseneer, *Les yeux branchiaux des Lamellibranches.* (Bull. Acad. Belg., 1908, pp. 776 et 778); et *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique), p. 109.

c) Rudimentation et réduction plus ou moins complète des yeux de formes abyssales : *Guivillea*, parmi les Gastropodes (1), *Cirrothauma* (2) ; absence complète de ces organes dans de nombreux Gastropodes (3) et Lamellibranches abyssaux : œil branchial [*Dacrydium* et *Arca* (4), *Modiola arata* (5)], ou yeux palléaux [beaucoup de *Amussium, Spondylus gussoni* (6), *Limopsis pelagica* (7)].

d) Réduction des yeux et dépigmentation dans des formes souterraines : Plusieurs espèces des grottes de la Carniole sont aveugles, notamment *Zospeum spelaeum* et quelques autres (voisins des *Carychium*) et *Helix (Patula*, ou encore « *Spelaeoconcha* ») *hauffeni* (8) ; *Bythinella* (« *Bythiospeum* ») *pellucida* des eaux souterraines du Wurtemberg est dans le même cas (9). Parmi les Gastropodes vivant dans les grottes, il en est dont les téguments sont plus pâles à l'intérieur des grottes qu'au dehors, par exemple *Valvata erythropoma* (10).

Le petit Pulmoné *Caecilianella acicula*, qui vit à quelques décimètres sous terre, est également aveugle.

---

(1) PELSENEER, *Sur l'œil de quelques Mollusques Gastropodes*. (MÉM. SOC. BELGE MICROSCOP., t. XVI, 1891, pp. 68 et 69, fig. 4 [3,000 mètres].)

(2) CHUN, Cirrothauma, *ein blinde Cephalopod*. Leipzig, 1910 (3,000 mètres).

(3) PELSENEER, *Sur l'œil de quelques Mollusques Gastropodes*. (LOC. CIT., p. 68 [divers genres jusqu'à 4,000 mètres ; on peut y ajouter encore *Bathysciadium* (1,557 mètres), *Eulima stenostoma* (jusqu'à 2,662 mètres), *Pleurotoma nivalis* (jusqu'à 1,107 mètres), *Bathydoris*, etc.].)

(4) PELSENEER, *L'œil branchial des Lamellibranches*. (LOC. CIT., p. 776 [*Dacrydium* : jusqu'à 5,000 mètres].)

(5) PELSENEER, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique), p. 16.

(6) PELSENEER, *Les yeux branchiaux des Lamellibranches*. (LOC. CIT., p. 776.)

(7) PELSENEER, *Contribution à l'étude des Lamellibranches*. (ARCH. DE BIOL., t. XI, 1891, p. 189 [3,300 mètres].)

(8) FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, p. 209.

(9) WIEDERSHEIM, *Beiträge zur Kenntniss der Württembergische Höhlenfauna*. (VERH. PHYSIK.-MEDIC. GESELLSCH. WÜRZBURG, N. F., Bd IV, 1873, p. 220.) — DE ROUGEMONT, *Étude sur la faune des eaux privées de lumière*, 1876 (« aucun rudiment de point oculaire »).

(10) HAUFFEN, *Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien*, Bd VI, 1856 (Carniole).

e) Dépigmentation d'autres formes vivant à l'abri de la lumière : Les *Mytilus « galloprovincialis » (edulis)* vivant dans les bassins des caves obscures (aquarium de Naples) n'ont que peu ou pas de pigment, et il en est de même pour les *M. minimus* établis dans les canalisations d'eau de mer de l'aquarium : ils sont presque absolument incolores ([1]); *M. galloprovincialis*, dans les grottes obscures, est pâle ou incolore ([2]), tout comme *M. minimus* et *Ostrea* ([3]); dans l'Océan (Manche), *Mytilus edulis* (forme *galloprovincialis*), vivant sous les pierres, est également plus pâle : sa coquille est ambrée et l'animal peu coloré (le pied, etc., reste incolore ou très peu pigmenté : observations personnelles).

f) Action de la lumière particulièrement sur la couleur de la coquille : L'exemple de *Helix nemoralis* permet de l'apprécier ; les individus qui sont couramment exposés à la lumière n'ont pas la coquille incolore, à bandes transparentes et à péristome blanc, que possèdent les exemplaires habitant les endroits humides non ensoleillés ([4]); le développement de la couleur et du dessin y est en relation avec la force et la durée de l'éclairage; dans les endroits toujours à l'abri de la lumière du jour, il y a plus d'individus sans bandes ([5]). De même, dans *Helix austriaca*, les individus à bandes colorées fortement marquées se trouvent dans les endroits fort éclairés ([6]).

([1]) List, *Ueber den Einfluss des Lichtes.* (Loc. cit., pp. 627); et *Die Mytiliden.* (Fauna und Flora Golf. Neapel, 27e monogr., 1902, p. 151.)

([2]) List, *Ueber den Einfluss des Lichtes.* (Loc. cit., p. 621.)

([3]) List, *Die Mytiliden.* (Loc. cit., p. 27 [« der Licht auf die Färbung der Kalkschale von *Mytilus minimus* einer deutlichen Einfluss ausübt »].)

([4]) Clessin, *Ueber den Einfluss der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken.* (Jahresh. Ver. f. Vaterl. Naturk. Württemberg, 1897, p. 76.)

([5]) Hensgen, *Biometrische Untersuchungen über die Spielarten von* Helix nemoralis. (Biometrica, vol. 1, 1902, pp. 468 et suiv.)

([6]) Kudelin, *Farbenvariation der Schnecke* Helix vindobonensis *Fér.* (= austriaca *Mühlf.*), *gesammelt in der Umgebung der Stadt Nicolajev, Gouvernement Cherson.* (Zool. Anz., Bd XLIII, 1914, p. 416.)

Ancylus fluviatilis, trouvé vivant dans un aqueduc en pierre, avait sa coquille parfaitement blanche (¹). D'une façon générale, dans les Mollusques des conduites d'eau, en l'absence de lumière, les coquilles sont plus faiblement colorées (²).

Des Mollusques marins, vivant à l'intérieur d'Éponges, ont fréquemment des coquilles albines (³).

Les Lamellibranches marins abyssaux ont une tendance à avoir des coquilles sans couleur, en rapport avec l'absence de lumière (⁴).

De même, les Limnées abyssales du lac Léman, comparées aux individus littoraux de la même espèce, montrent le phénomène de décoloration et leurs coquilles sont très pâles, manquant de pigment et presque transparentes (⁵). Les *Valvata* et *Pisidium* des régions profondes du lac Biwa (Japon) (jusqu'à 173 mètres) sont caractérisés non seulement par leur petite taille et leur fragilité, mais encore par leur pâle couleur (⁶).

g) Pigmentation différente des parties inégalement exposées à la lumière : α. Dans les *Cavolinia (Hyalaea)*, on observe une coloration plus grande des téguments et de la coquille, à la face morphologiquement inférieure, mais tournée en haut, vers la lumière, dans la natation (⁷).

(¹) Hardy, *Journ. of Conch.*, vol. XI, 1906, p. 273.

(²) Locard, *Les Mollusques des conduites d'eaux potables de Paris.* (Rev. Sci., vol. LII, 1893.)

(³) Monterosato, *Notizie intorno ad alcune conchiglie della Costa d'Africa.* (Boll. Soc. Malacol. Ital., t. V, 1879, p. 214.)

(⁴) Smith, *Report on the Lamellibranchiata.* (Zool. Challenger. Expedit., part XXXV, 1885, p. 5.)

(⁵) Roszkowsky, *Contributions à l'étude des Limnées du lac Léman.* (Rev. suisse de Zool., t. XXII, 1914, pp. 510 et 519.)

(⁶) Annandale, *The Mollusca of Lake Biwa, Japan.* (Mem. Asiat. Soc. Bengale, vol. VI, 1916, p. 71.)

(⁷) Souleyet, *Zoologie du voyage de la « Bonite »*, t. II, 1852, p. 136.

β. Dans la coquille des *Janthina* (Gastropode pélagique), la « base » du dernier tour, dirigée en haut dans la natation, est intensément colorée en bleu-violet, tandis que l'autre face, dirigée vers la profondeur, est blanche.

γ. La coquille de presque tous les Pectinidae et des formes voisines a la valve inférieure (droite) incolore ou peu colorée (phénomène du « pleuronectisme »); le plus bel exemple en est *Amussium pleuronectes*, bien connu des collectionneurs, et dont la valve inférieure est absolument blanche; mais ce n'est nullement un cas isolé; *A. japonicum*, dont la valve supérieure est rouge, possède une valve inférieure d'un blanc pur (1); *Pecten irradians*, à Tampa, dont la valve supérieure est sombre et brune, a par contre la valve inférieure variant du blanc au jaune clair ou saumon clair (2), et ailleurs, généralement moins pigmentée, à peu près ou tout à fait blanche (3). Chez *Pecten opercularis*, la valve supérieure est plus colorée que l'autre, qui est toujours claire, parfois blanche; mais la coloration de la valve supérieure est plus claire dans les individus de la profondeur (4); *Pecten undulatus*, dont la valve supérieure est pourprée, a la valve droite (inférieure) presque toujours blanche (ou

---

(1) JACKSON, *Phylogeny of the Pelecypoda; the Aviculacea and their Allies.* (MEM. BOSTON SOC. NAT. HIST., vol. IV, 1890, p. 347 [ces deux espèces de *Amussium* sont littorales : les formes abyssales de ce genre ont leur *deux* valves incolores ou de teinte « cornée » claire].)

(2) DAVENPORT, *Science*, 1901, 30 août; et *Comparison of some Pectens from the East and West Coasts of the United States.* (MARK ANNIVERSARY VOL., 1903, p. 124.)

(3) JACKSON, *loc. cit.*, p. 347. (« This difference bears a direct relation in the amount of light to which the two valves are exposed ») : le fait est d'autant plus intéressant que chez les très jeunes spécimens, non encore fixés, les deux valves sont *également* jaune-brun clair. (*Ibid.*, p. 344.)

(4) LOCARD, *Mollusques testacés et Brachiopodes. Résultats scientifiques de la campagne du « Caudan »*, fasc. I. (ANN. UNIV. LYON, 1896, p. 208.) — DAVENPORT, *Quantitative Studies in the Evolution of* Pecten. *Comparison of* Pecten opercularis *from three localities of British Isles.* (PROC. AMER. ACAD. ARTS AND SCI., vol. XXXIX. 1903, p. 137 [la chose est déjà sensible à une profondeur de 70 mètres : Eddystone].)

quelquefois rosée) (1). Il en est chez les *Spondylus* comme dans les Pectinidae, les formes côtières ont la valve supérieure beaucoup plus colorée que l'inférieure; mais sur les espèces abyssales (exemple : *S. gussoni*), les deux valves sont également incolores (2), comme pour les *Amussium* ci-dessus.

3° ACTION SUR LE DÉVELOPPEMENT. — *A. Développement ontogénétique.* — *a*) Ponte : *Limnaea columella* pond deux fois plus d'œufs à la lumière que dans l'obscurité (3); les Limnées du lac Léman déposent des pontes avec un plus petit nombre d'œufs dans les régions profondes (et obscures) que dans les conditions littorales (4).

b) Durée du développement : *Limnaea stagnalis* éclôt plus vite à la lumière que dans l'obscurité (5); il en est de même chez plusieurs Nudibranches pour lesquels l'essai a été fait (observations personnelles : pontes malheureusement indéterminées).

B. Développement régénératif. — L'obscurité complète, toutes les autres conditions restant égales, cause un très léger retard dans la régénération de l'œil, comparativement à la lumière complète (*Purpura lapillus*) (6).

---

(1) SMITH, *Report on the Lamellibranchiata.* (ZOOL. CHALLENGER EXPEDIT., part XXXV, 1885, p. 299.)

(2) FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, p. 939.

(3) COLTON, *Some Effects of Environment on the Growth of* Lymnaea columella. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1908, p. 445.)

(4) ROSZKOWSKY, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (LOC. CIT., p. 507.)

(5) YUNG, *Contribution à l'histoire de l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants.* (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 1re série, t. VII, 1876, pp. 281 et 282 [27 jours au lieu de 33].) — De son côté, pour *Planorbis carinatus*, DRIESCH rapporte sommairement que la lumière est sans action sur la segmentation et le développement ultérieur : *Entwicklungsmechanische Studien. II. Ueber die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe des thierischen Formbildungen.* (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd LIII, 1891, p. 180.)

(6) PELSENEER, *Quelques observations sur la régénération chez les Gastéropodes et les Turbellariés.* (IXe CONGRÈS INTERN. DE ZOOL. [Monaco, 1913], p. 173, 1914.)

4° Quant à l'action des lumières simples colorées, il a été reconnu chez *Limnaea stagnalis*, que le violet et le bleu activent le développement, que le rouge et le vert sont nuisibles (1); et chez *Sepia* et *Loligo*, que le bleu et le violet accélèrent l'évolution, que le rouge la retarde, et que le vert l'arrête (2). D'autre part, pour *Elysia viridis*, le développement s'achève plus vite dans le violet ou le rouge que dans toute autre couleur, même qu'à la lumière blanche (3).

Ces constatations (et notamment le fait que le violet est très généralement la couleur la plus favorable) sont en contradiction avec l'opinion parfois exprimée, que le maximum d'activité pour les végétaux est dans le violet, tandis que pour la plupart, sinon la généralité des animaux, ce maximum serait dans le jaune-vert.

Chez *Pholas dactylus*, l'amplitude des contractions des siphons va en diminuant du blanc au vert, jaune, bleu, rouge; leur rapidité est de plus en plus grande du violet au rouge, bleu, vert, jaune et blanc; enfin leur durée est de moins en moins longue dans le vert, jaune, bleu, rouge (4).

Dans *Ostrea edulis* et *O. virginiana*, la lumière rouge seule ne favorise pas la pigmentation des parties exposées du corps (5).

---

(1) YUNG, *Contribution à l'histoire de l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants*. (LOC. CIT., pp. 273, 274 et 281 [dans le violet : 17 jours; dans le bleu : 19; dans le jaune : 25; dans le blanc : 27; dans le rouge : 36; dans le vert : développement arrêté].) — YUNG. *Comptes rendus Acad. Sci. Paris*, t. LXVII, 1878, p. 998.

(2) YUNG, *De l'influence des lumières colorées sur le développement des animaux*. (COMPTES RENDUS ACAD. SCI. PARIS, t. XCI, 1880, p. 440.)

(3) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (LOC. CIT., p. 127.) — LOEB affirme que les expériences où l'on arrête la lumière, gênent l'arrivée de l'oxygène. (*La dynamique des phénomènes de la vie*, trad. Daudin et Schaeffer. Paris, 1908, p. 210.) — Pour ce qui concerne mes expériences, je puis affirmer qu'il n'en est pas ainsi, et qu'à chaque fois, des essais témoins étaient faits simultanément, où, *toutes* les autres conditions étant égales, les œufs étaient, d'une part, exposées à la lumière blanche et, d'autre part, à l'obscurité ou à l'une des lumières colorées susdites, et cela sans qu'un trouble quelconque advint dans le récipient soumis à la lumière blanche.

(4) DUBOIS, *Sur l'action des agents modificateurs de la contraction photodermatique chez le* Pholas dactylus. (COMPTES RENDUS ACAD. SCI. PARIS, t. CIX, 1889, p. 322.

(5) SCHIEDT, *Some phenomena of animal pigmentation*. (LOC. CIT., 1904.)

Des *Helix aspersa* éclos normalement, puis élevés dans les lumières monochromatiques (bleu, rouge, verte, jaune) pendant plus de trois mois, ont montré leur pigment tégumentaire développé, mais une coquille demeurée *sans pigment* (des témoins élevés à la lumière blanche, avec la même nourriture, ont eu la coquille normalement pigmentée ; la lumière blanche est donc indispensable pour l'apparition de ce pigment coquillier) (¹). Quant à l'action des rayons ultra-violets, elle a seulement été examinée sommairement sur des embryons de *Limnaea*, où il a été reconnu que la lumière du magnésium (particulièrement riche en ces rayons) produit un effet funeste : excitation suivie de paralysie et de mort (²). Chez les Céphalopodes *(Octopus vulgaris)*, l'influence des lumières colorées sur le rythme respiratoire va en décroissant du violet au rouge (³).

5° Action sur les mouvements de déplacement. — *a*) Sont positivement phototropiques (ou leucophiles) : les larves de *Ischnochiton magdalenensis* (⁴) ; *Chiton marginatus* adulte (⁵) ; la plupart des larves de Gastropodes marins : *Nassa reticulata*,

---

(¹) Moynier de Villepoix, *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques*. (Journ. de l'Anat. et Physiol., t. XXVIII, 1892, p. 83.) — Loeb (*La dynamique des phénomènes de la vie*, édition franç., 1908, p. 210) affirme que la lumière est sans influence sur le développement (bien qu'il en ait observé une chez *Eudendrium*) et que les expériences où l'on arrête de la lumière gênent en même temps l'arrivée de l'oxygène. — Pour ce qui concerne mes expériences ci-dessus, je puis affirmer qu'il n'en est pas ainsi et qu'à chaque fois, comme dans les expériences de Moynier, des essais témoins étaient faits simultanément, où, *toutes* les autres conditions étant égales, les œufs exposés à la lumière blanche se sont développés comme normalement.

(²) Hertel, *Ueber Beeinflüssung des Organismus durch Licht, speciell durch die chemische wirksamen Strahlen.-Vergleichend-Physiologische Untersuchungen*. (Zeitschr. Allg. Physiol., Bd IV, 1904.)

(³) Polimanti, *Sur le sens chromatique de* Octopus vulgaris *recherché au moyen de réactions dans le rythme respiratoire*. (Arch. ital. Biol., t. LXIV, 1915.)

(⁴) Heath, *The Development of* Ischnochiton. (Zool. Jahrb. [Anat. and Ontog.], Bd XII, 1899, p. 627.)

(⁵) Willem, *Contributions à l'étude physiologique des organes des sens chez les Mollusques*. I. *La vision chez les Gastéropodes Pulmonés*. (Arch. de Biol., t. XII, 1892, p. 34.)

Littorina littorea, divers Nudibranches (1), *Capulus hungaricus* (2) et *Purpura lapillus* à l'éclosion (3).

Rissoa octona (photophile, se dirigeant spécialement vers le bleu, même quand l'intensité lumineuse y est moindre que dans le rouge) (4); *Nassa obsoleta* (5); *Hyalinia cristallina* et quelques autres Pulmonés terrestres (6); les *Helix* en général (sauf *H. aspersa*), *Succinea*, *Limnaea stagnalis* (7).

b) Sont photophobes, ou négativement phototropiques : un assez grand nombre de Gastropodes marins, pour lesquels d'anciennes observations montrent qu'ils fuient la grande lumière, sans qu'il ait été fait d'expériences très précises à leur sujet; tels sont les *Parmophorus (P. corrugatus)*, *Phasianella*, *Sigaretus (S. tonganus)*, *Cypraea*, *Crepidula*, etc.; la chose a été constatée plus formellement chez les adultes de *Littorina rudis* (8), de *L. exigua* (9) et de *L. littorea* (10); ce phototropisme négatif des *Littorina* a été confirmé pour *L. rudis*, avec cette réserve toutefois que le signe du phototropisme peut y changer (comme pour d'autres tropismes, par exemple : géotactisme), sous l'influence

---

(1) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (LOC. CIT., p. 127.)

(2) ODHNER, *Beiträge zur Kenntniss der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istria*. (ZOOL. ANZ., Bd XLIV, 1914.)

(3) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 127.

(4) GRABER, *Ueber die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meerthiere*. (SITZUNGSBER. K. AKAD. WISS. WIEN, [Abth. I], 1885, pp. 145 et 146.)

(5) DIMON, *The Mud Snail* : Nassa obsoleta, *Cold Spring Harbor Monographs*. (BROOKLYN INST. ARTS AND SCI., 1905, pp. 13, 15 et 17.)

(6) BOLLINGER, *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung*. Bâle, 1909, p. 45.

(7) WILLEM, *loc. cit.*, p. 34. — COLLIER, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1913, p. 118 (« *Helix nemoralis*, while avoiding the direct rays of the sun, are light-loving creatures »). — BAUNACKE, *Studien zur Frage der Statocystenfunktion*. (BIOL. CENTRALBL., Bd XXXIII, 1913, p. 441 [*Helix pomatia* et *H. nemoralis* ne laissent pas voir d'héliotactisme négatif].)

(8) DRIESCH, *Heliotropismus bei Hydroidpolypen*. (ZOOL. JAHRB. [SYST.], Bd V, 1890, p. 155 [cette espèce éviterait seulement les rayons *bleus*].)

(9) MITSUKURI, *Negative Phototaxis and other Properties of* Littorina *as Factors in Determining its Habitat*. (ANNOT. ZOOL. JAPON, vol. IV, 1901, p. 16.)

(10) KANDA, *Studies on the Geotropismus of the Marine Snail* Littorina littorea. (BIOL. BULL., vol. XXX, 1916, p. 82.) (HASEMAN estime toutefois que *L. littorea* n'est pas phototactique : *Ibid.*, vol. XXXI, 1917.)

d'un changement dans un autre facteur : ainsi le phototropisme négatif de *L. rudis* (à l'état de déshydratation) devient positif à l'état d'hydratation (1) ; *Odostomia rissoides* (p. 282) ; *Melampus lineatus* (2) ; *Planorbis* (plusieurs espèces : *corneus*, etc.) (3) ; *Limnaea elodes*, *Physa primeana* et *P. gyrina* (4), *Succinea putris*, nouveau-nés (observations personnelles) ; *Arion hortensis* et *Limax agrestis* (5) ; *Polygyra albolabris* (6) ; *Limax maximus* l'est négativement dans une lumière violente, positivement dans une lumière faible (7).

Chez les Scaphopodes. *Dentalium entale* est également photophobe (8), et parmi les Lamellibranches, le sont aussi *Kellya suborbicularis* et *Modiolaria marmorata* (9).

6° ACTION SUR LES CHROMATOPHORES. — Chez *Loligo pealei*, les chromatophores s'étendent et la coloration paraît plus foncée dans l'obscurité (nuit) (10).

7° ACTION SUR LA TAILLE. — Il a été constaté que pour *Clausilia bidentata*, la taille est plus petite où l'ombre est plus dense, et plus grande où l'ombre est modérée (11).

---

(1) BOHN, *Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière.* (MÉM. INST. GÉN. PSYCHOL., t. I, 1905.)

(2) DIMON, *The Mud Snail.* (LOC. CIT., p. 20.)

(3) WILLEM, *loc. cit.*, p. 34.

(4) WALTER, *The Behavior of the Pond Snail,* Lymnaeus elodes *Say, Cold Spring Harbor Monographs.* (BROOKLYN INST. ARTS AND SCI., 1906, p. 24.) — KANDA, *The Geotropism of Freshwater Snails.* (BIOL. BULL., vol. XXX, 1916, p. 96.)

(5) BAUNACKE, *loc. cit.*, p. 436.

(6) SIMPSON, *loc. cit* , 1901, p. 273.

(7) FRANDSEN, *Studies on the Reactions of* Limax maximus *to directive stimuli.* (PROC. ACAD. ARTS AND SCI. BOSTON, vol. XXXVII, 1901.)

(8) LACAZE-DUTHIERS, *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 4e série, t. VIII, 1857, p. 25.)

(9) PELSENEER, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches) du voyage du S. Y. Belgica*, 1903, p. 44.

(10) VERRILL, *Nocturnal and diurnal changes in the colours of certain fishes and of the Squid* (Loligo) *with notes on their spleening habits.* (AMER. JOURN. OF SCI., vol. III, 1897, p. 135 [par contre, chez des Crustacés comme *Hippolyte*, les chromoblastes montrent une rétraction nocturne, d'après Gamble et Keeble).]

(11) BOYCOTT, *Observations on the local variations of* Clausilia bidentata. (JOURN. OF CONCH., vol. XVI, 1919, p. 21.)

4. — Humidité et sécheresse.

1° Action sur la respiration et sur la résistance a la vie anhydrobiotique. — *a*) Action de la vie aquatique (humidité) : Il est divers Pulmonés basommatophores qui, vivant loin de la surface de l'eau, ont perdu la respiration aérienne et adopté la respiration aquatique, en remplissant d'eau leur cavité pulmonaire (plusieurs *Limnaea*, voir Ire partie, p. 211); dans différents genres voisins, cette réadaptation à la vie aquatique a été suivie de l'acquisition d'une branchie de néo-formation, non homologue au cténidium perdu par les Pulmonés : *Planorbis*, *Ancylus*, *Bulinus*, *Miratesta*, *Siphonaria* [la branchie des quatre premiers (extrapulmonaire) étant même différente de celle du dernier (intrapulmonaire)] ([1]).

b) Action de la vie aérienne (sécheresse) : Inversement, certains Streptoneures « Prosobranches » ont perdu la respiration aquatique et en même temps la branchie cténidiale qui en était l'organe; leur cavité branchiale s'est ainsi transformée en « poumon », comme chez les Euthyneures Pulmonés; exemples : les *Cyclostoma*, *Cyclophorus*, *Helicina*, etc. L'observation montre dans la nature actuelle des formes voisines vivant plus ou moins complètement hors de l'eau et dont l'appareil branchial présente une réduction ou même une rudimentation considérable : divers *Littorina*, *Cremnoconchus*, *Cerithidea*, etc. ([2]). Les *Littorina*, chez lesquels la branchie est le moins dégradée, sont aussi ceux qui s'écartent le moins du niveau de la haute mer : *L. neritoides*, à Raguse, est la plus grande partie de l'année hors de l'eau, jusqu'à 6 mètres au-dessus de la mer; *L. arboricola* Smith se trouve à Ceylan, à 180 mètres du port de Trincomalee, jamais dans l'eau; *L. muricata* vit à la

---

([1]) et ([2]) Pelseneer, *Prosobranches aériens et Pulmonés branchifères*. (Arch. de Biol., t. XIV, 1895.)

Jamaïque, au sommet des falaises, parmi les herbes (1). *L. rudis* a été rencontré jusqu'à 150 mètres au-dessus du niveau de la mer, sur des rochers (Saint-Kilda, Écosse) (2); cette espèce peut d'ailleurs se garder facilement pendant une année à sec; des observations sur sa vie extra-aquatique et sa résistance à l'absence d'humidité ont été faites en bien des endroits (3).

Parmi les *Neritina* (zoologiquement voisins des « Prosobranches » Pulmonés : *Helicina*), il en est (sous-genre *Neritodryas*, tels que *N. cornea*, etc.) qui vivent toujours hors de l'eau (4), souvent à plusieurs centaines de mètres (jusqu'à un quart de mille) du rivage (5).

Il a été reconnu expérimentalement que, parmi ces formes vivant plus ou moins longtemps hors de l'eau, les individus qui résistent le plus longuement à la dessiccation sont ceux qui ont une station plus élevée au-dessus du niveau de la mer : les *Purpura lapillus* de la zone supralittorale résistent à 8 jours de sécheresse, dans la proportion de 23 %, tandis que ceux de la zone infralittorale ne le font que pour 3 %; de même, chez *Littorina rudis*, les individus supralittoraux résistent à une sécheresse de 22 1/2 jours, dans la proportion de 80 %, contrairement à ceux de la zone semicotidale qui ne le font que pour 40 % (6).

Quant aux Pulmonés stylommatophores, on sait depuis bien longtemps que la sécheresse les rend presque tous inactifs et

(1) Cooke, *Molluscs*. (Cambridge Natural History, vol. III, p. 20.)
(2) Hacie, *Journ. of Conch.*, vol. XV, 1917, p. 179.
(3) Par exemple, par Herdman, *Proc. and Trans. Liverpool Biol. Soc.*, vol. IV, 1890, p 50.
(4) Semper, *Die natürliche Existenzbedingungen der Thiere*, Bd 1, p. 230.
(5) Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 802.
(6) Colgan, *Notes on the adaptability of certain littoral Mollusca*. (Irish Naturalist, July 1910, p. 130 [il est reconnu en même temps (p. 131) que les *Purpura* et *Littorina* des niveaux élevés résistent mieux à l'eau douce que ceux des niveaux inférieurs].)

détermine leur rétraction dans la coquille; si même une démonstration expérimentale en était nécessaire, elle a été faite pour *Polygyra thyroides* et *P. palliata* (1). Mais leur résistance à la dessiccation est souvent très grande et bien des exemples en ont été cités qui ont repris une vie active après une ou plusieurs années. C'est naturellement parmi les formes xérophiles (habitant les dunes, pampas, déserts, etc.) que se trouvent ceux qui résistent le mieux et font preuve de la plus grande vitalité; il en est qui peuvent ainsi passer en état de léthargie trois ans et plus (2). Parmi les espèces de nos régions, *Pupa quinquedentata*, aux environs de Narbonne, a pu être conservé à sec et sans aucune nourriture, pendant un peu plus de quatre années (3). D'autre part, *Helix veatchii* et *Buliminus pallidior* (de l'île Cerros, basse Californie) ont été impunément maintenus à sec et sans nourriture durant six ans (4); c'est la durée maximum que l'on connaisse; or, ce sont des Pulmonés de pays très secs (désertiques), comme aussi *Helix lactea, H. desertorum, H. caesareana*, etc., dont la grande résistance est également bien connue (5); leur régime normal les a rendus plus aptes à résister à l'anhydrobiose.

---

(1) SHELFORD, *The reactions of certain animals to gradients of evaporating power of air. A study in experimental ecology.* (BIOL. BULL. [WOODS HOLE], vol. XXV, 1913, p. 93.)

(2) STROBEL, *Saggio sui rapporti existenti fra la natura del suole e la distribuzione dei Molluschi terrestri e d'acqua dolce.* (ATTI SOC. ITAL. SCI., t. XIX, 1876, p. 30.)

(3) SARRAT, fide MOQUIN-TANDON, *loc. cit.*, t. I, p. 60.

(4) STEARNS, *On the vitality of certain land Mollusks.* (PROC. CALIFORN. ACAD. SCI., vol. VI, 1876, p. 185.)

(5) GASKOIN, *Ann. Mag. Nat. Hist*, 2e série, vol. IX, p. 495 : *Helix lactea*, plus de 4 ans. — AUCAPITAINE, *Suspension de la vie de l'*Helix lactea, *Müller, du Sahara algérien.* (REV. MAG. ZOOL., t. XVII, 1865, p. 212 : 4 ans.) — S. P. WOODWARD, *Tenacity of Life in Snails.* (IBID., 3e série, vol. III, 1859 : *H. desertorum*, près de 5 ans.) — VON MARTENS, *Ueber das Wiederaufleben von Landschnecken.* (SITZUNGSBER. GESELLSCH. NATURFORSCH. FR. BERLIN, 1889, p. 159 : *H. caesareana*, 4 ans.) — DARBISHIRE, *Journ. of Conch.*, vol. VI, 1889, p. 101 : *H. aperta*, 3 ½ ans.

2° Action sur la croissance et la taille. — L'humidité est la condition favorable et nécessaire à l'activité et à la croissance des Mollusques aériens. La croissance de *Helix nemoralis* et de *H. aspersa* est de près de 10 millimètres en quinze jours, en temps chaud et humide [1]; *H. aspersa* a même grandi de 3 centimètres pendant la première quinzaine d'avril, par temps humide [2].

Il a été reconnu, d'autre part, que les années sèches exercent une influence défavorable sur la taille de diverses espèces de Pulmonés, qui présentent alors le « mode » *praematurus*, c'est-à-dire qui, avec les caractères de l'adulte, ont $^{1}/_{2}$, 1, 2 ou même 3 tours de spire de moins [3]; *Pleurodonta acuto-goniasmos* de la Jamaïque a montré aussi une taille plus grande dans les vallées humides que sur les montagnes sèches [4]. C'est la conséquence naturelle de l'interruption de l'activité vitale et de la croissance pendant les périodes de sécheresse. Voici d'ailleurs encore une preuve que la sécheresse contrarie la croissance et que l'humidité la favorise : l'été de 1858 fut très sec (spécialement dans le Sud de la France); les jeunes *Helix* de l'année étaient encore très petits en août; puis à la fin d'août survinrent des pluies abondantes, les jeunes *Helix variabilis, pisana, aspersa*, etc., mangèrent sans arrêt et grandirent de 1 centimètre en quatre à cinq jours [5].

---

(1) Locard, *L'influence des milieux sur le développement des Mollusques.* (Loc. cit., p. 80.)

(2) Cailliaud, *Des monstruosités chez divers Mollusques.* (Ann. Soc. Acad. Nantes, t. XXXI. [1860], p. 6, 1862.)

(3) Coutagne, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce.* (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., session de La Rochelle [1882], p. 540, 1883.) — La même constatation a été faite par le même auteur, notamment pour *Helix striata.* (*Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* [Loc. cit., 1895, p. 54].)

(4) Brown, *Variation in some Jamaican shells of* Pleurodonta. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. LXIII, 1911, p. 162.)

(5) T. Scott, *Journ. of Conch.*, 1887, p. 230.

Il est des observations en apparence contradictoires avec ce qui vient d'être rapporté [1]; elles sont dues à ce qu'on a attribué à la sécheresse, une taille considérable due à une température moyenne plus élevée, cause d'une période d'activité vitale et d'une croissance prolongée (voir plus haut : Action de la température sur la taille)

3° ACTION SUR LA COULEUR. — *a*) Couleur de la coquille : Il est difficile d'établir ici le départ exact entre le rayonnement solaire et la sécheresse; toujours est-il qu'il a été maintes fois observé qu'une plus grande humidité rend les coquilles des *Helix* plus sombres, et que les rayons du soleil produisent à la fois une plus grande épaisseur et une plus grande blancheur de la coquille [2]; par l'action de l'humidité, *Helix arbustorum*, *H. circinata* et *Succinea pfeifferi* sont plus sombres que de coutume [3]; *Helix nemoralis* présente aussi une couleur plus sombre dans les régions humides [4].

D'autre part. il a été constaté maintes fois que les coquilles désertiques sont peu colorées et perdent leurs bandes; notamment les spécimens désertiques d'espèces à distribution géographique étendue tendent à perdre toute trace de bandes colorées : *Helix pomatia*, *H. niciensis*, *H. pisana*, *Leucochroa candidis-*

---

(1) PLATE, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion Landschnecken der Bahama-Inseln*. (LOC. CIT., p. 456 : les *Cerion* les plus petits sont à l'Est, où il y a plus d'humidité; mais l'auteur lui-même fait allusion à la température : p. 447.) — Les *Cochlostyla ovoidea* des Philippines sont d'une plus grande taille près des rivages que dans l'intérieur (QUADRAS, fide SUMNER, *The varietal Tree of a philippine pulmonate* [TRANS. NEW-YORK ACAD. SCI., vol. XV, 1896, p. 140]) : peut-être est-ce dû à l'humidité du climat marin; mais l'auteur ne donne aucune indication sur l'humidité relative des différentes stations.

(2) VON MARTENS, in ALBERS, *Die Heliceen*, 2e édit., 1860, pp. 4 et 5

(3) LEYDIG, *Die Hautdecke und Schaale der Gastropoden*. (ARCHIV F. NATURGESCH., Jahrg. LXII, 1876, p. 62 du tirage à part.)

(4) LEYDIG, *Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngebirge und Mainthal*. (VERH. NATURHIST. VER. PREUSS. RHEINL. UND WESTF., 1881, p. 156.) — Il a été reconnu dans divers groupes (Oiseaux. etc.) que l'humidité provoque le mélanisme.

sima (1). Sur des milliers de *Helix nemoralis* recueillis dans les collines de sable de Spurn Point (Yorkshire), il n'y en avait pas une douzaine à bandes bien marquées; quand les bandes étaient présentes, elles étaient toutes plus ou moins brisées et discontinues; or c'est là un des points les plus secs du Royaume-Uni, au point de vue météorologique (2). Chez *Cerion glans*, c'est aussi la diminution d'humidité qui cause la diminution de la pigmentation de la coquille (3), et c'est probablement à la même raison que, dans l'île chaude et sèche de Scoglio Kamik (Dalmatie), *Helix (Macularia) vermiculata* doit sa coquille presque incolore, sans trace de ses bandes caractéristiques (4).

Quant à des indications opposées à celles réunies ci-dessus (5), elles sont peut-être dues à ce que l'action d'un froid humide a été attribuée à l'humidité et non à la basse température.

b) Couleur des téguments : L'observation de la couleur des téguments dans les Pulmonés nous confirme d'ailleurs ce qui vient d'être exposé à propos de la couleur des coquilles. Ainsi, *Arion empiricorum* dans les régions humides est plus sombre et même noir (6), et la couleur sombre des *Arion* de la région littorale (aux environs de Hambourg, tous les spécimens sont exclusivement noirs) est due à l'humidité du climat marin. De

---

(1) COOKE, *Molluscs*. (CAMBRIDGE NATURAL HISTORY, vol. III, pp. 25 et 85.) — TAYLOR, *A Monograph, etc.*, t. I, p. 93.

(2) TAYLOR, *loc. cit*, p. 99. — BARTHOLOMEW'S, *Physical Atlas*, vol. III, 1899, pl. XXIII.

(3) PLATE, *Die Artbildung bei Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln*. (VERH. DEUTSCH. ZOOL. GESELLSCH., 1906, pp. 131 et 132.)

(4) STURANY, *Mollusca* (in *Beiträge zur Kenntniss der Fauna einiger dalmatischer Inseln*). (VERH. ZOOL. BOT. GESELLSCH. WIEN, Bd LII, 1902, p. 381.)

(5) CLESSIN, *Ueber den Einfluss der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken*. (JAHRESH. VER. VATERL. NATUR. WÜRTTEMBERG, 1897, pp. 75, 76 et 85 : l'humidité ferait disparaître la pigmentation de la coquille, respectivement chez *Helix hortensis*, *H. nemoralis* et *Hyalinia rotundata*.)

(6) LEYDIG, *Die Hautdecke und Schaale der Gastropoden*. (LOC. CIT., p. 62 du tirage à part.)

sorte que l'on peut conclure, d'une façon générale, que le rayonnement exagéré et la sécheresse consécutive favorisent la disparition de la couleur et de l'ornementation colorée.

4° Action sur l'épaisseur de la coquille. — Comme on l'a vu ci-dessus (3° Action sur la couleur), on a attribué à l'absence d'humidité et aux rayons du soleil la blancheur et *l'épaisseur* de certaines coquilles de *Helix* (1) ; chez *Cerion glans*, la forme épaisse (et à fortes côtes) caractérise la région où règne une plus grande sécheresse, et la forme mince et lisse, les régions les plus humides (2).

5° Action sur la forme de la coquille. — *a*) Sur l'allongement de la spire : Chez *Pyramidula alternata*, de la Jamaïque, la spire est plus haute (et la variabilité quant à l'élévation de cette spire, plus grande) à l'ouest de l'île qu'à l'est (3), et l'humidité est plus grande aussi à l'ouest qu'à l'est (4). De la même manière, *Arionta californiensis* passe de la forme haute, imperforée, à la forme déprimée et ombiliquée, à mesure que l'on passe à des régions plus sèches et plus chaudes (5). Dans *Pleurodonta acuto-goniasmos*, l'élongation de la spire est caractéristique des parties humides de l'habitat (6). On remarque une tendance à l'élongation de la spire chez les *Helix nemoralis* et *H. hortensis*, au bord des cours d'eau seu-

---

(1) Cooke, *Molluscs*, p. 85 : les spécimens désertiques y sont beaucoup plus *épais* que le type.

(2) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln*. (Loc. cit., 1907, p. 447.)

(3) Baker, *Spire variation in* Pyramidula alternata. (Amer. Natur., vol. XXXVIII, 1904, p. 66.)

(4) Bartholomew's, *Physical Atlas*, vol. III (Meteorology), 1899, pl. XXI.

(5) Cooper, *On the Law of Variation in the banded California Land Shells*. (Proc. Calif. Acad. Sci., vol. V, 1875, p. 124.)

(6) Brown, *Variation in some Jamaican shells of* Pleurodonta. (Loc. cit., p. 162.)

lement (¹). Pour *Helix pomatia*, la spire est plus élancée qu'en pleine campagne, dans la forêt de Boulogne, où l'air est plus humide (²).

Dans *Littorina unifasciata* d'Australie, il a été reconnu que les individus les plus exposés à l'humidité ont la coquille plus courte (³); mais ici, ces individus sont en même temps exposés à un mouvement plus violent du milieu (dans les brisants), et l'on sait l'action raccourcissante et aplatissante de ce facteur (voir plus loin : 7. Conditions mécaniques).

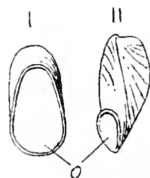


Fig. 272. — *Ancylus moricandi*, individus ayant rétréci l'ouverture de leur coquille à la suite d'une période de sécheresse (sur les individus placés dans les conditions normales, le diamètre maximum est à l'ouverture même). I, le septum apertural commençant à se former, vue ventrale; II, le septum complètement achevé, vue du côté droit, un peu en dessous; *o*, ouverture. — D'après Nordenskjöld.

b) Sur le rétrécissement de l'ouverture : Chez les Gastropodes Pulmonés du Nord de l'Afrique, l'ouverture de la coquille se contracte sous l'influence d'un climat sec (⁴). Un autre exemple très frappant de cet effet est montré par *Ancylus moricandi* de l'Amérique du Sud : l'ouverture s'y contracte d'arrière en avant sous l'influence d'une période de sécheresse (⁵) (fig. 272).

(¹) Perroud, *Influence du regime des eaux sur les variations malacologiques*. (Annales de Malacol., t. II, 1886, p. 290.)

(²) Bouchard-Chantereaux, *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans le département du Pas-de-Calais*. (Loc. cit., 1837, p. 173.)

(³) Haacke, *Ueber Standortsvarietäten der südaustralischen* Littorina unifasciata. Zool. Anz., Bd VIII, 1885, p. 505.)

(⁴) Bourguignat, *Malacologie de l'Algérie*, t. II, 1864, p. 365.

(⁵) Nordenskjöld, *Ueber die Trockenzeitanpassung eines* Ancylus *von Südamerica*. (Zool. Anz., Bd XXVI, 1903, p. 590.)

c) Malléation de la coquille : Chez certains Gastropodes (surtout Pulmonés aquatiques), on trouve occasionnellement des spécimens pourvus d'une coquille à l'aspect martelé; ce martelage plus ou moins régulier est attribué à la sécheresse; des exemplaires soumis à la dessiccation montrent en effet sur leur coquille des crêtes longitudinales et des enfoncements irréguliers (1).

6° Action sur la ponte. — *Succinea putris* peut pondre soit sur la terre humide, soit dans l'eau; et ses œufs se développent dans l'eau aussi bien que dans l'air (2). L'apparence de cette ponte est toute différente suivant le milieu où elle est déposée: la matière albumineuse, légèrement ambrée, qui réunit les œufs, se dilate, devient incolore et tout à fait transparente, quand la ponte est déposée dans l'eau, et cette ponte ressemble alors à celle d'un Pulmoné aquatique (3).

7° Action sur le développement et la croissance embryonnaire. — On a attribué à l'eau douce ou à l'humidité, la formation d'une cavité de segmentation temporaire dans les stages pré-

---

(1) Mac Gillivray, *A History of the Molluscous Animals of the Country of Aberdeen, Kincardine and Banff*. London, 1843. — Il faut remarquer cependant, que d'autres explications ont été offertes pour cette conformation : la malléation des *Limnaea* serait causée d'après Lewis, par une croissance rapide dans l'eau chaude (fide Stearns, *The fossil Fresh-water Shells of the Colorado Desert, their Distribution, Environment and Variation.* (Proc. U. S. nat. Mus. Washington, vol. XXIV, [1901], p. 292, 1902.) — D'autre part, Stearns lui-même considère aussi cette malléation comme explicable par la nature du fond : un fond vaseux exerçant une compression modérée, pouvant déterminer la malléation. (*Ibid.*, p. 291.) — Enfin, il a été reconnu au contraire, que dans une mare *vaseuse* (et pauvre en nourriture), la malléation, présente au début chez *Limnaea stagnalis*, a disparu. (Leuthardt, *Malakozoologische Notizen.* [Tätigkeitsber. nat. Gesellsch. Baselland, 1904-1906.])

(2) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 54.

(3) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, p. 58. — Fol, *Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés.* (Arch. Zool. expér., 1re série, t. VIII, 1880, p. 105.) — J'ai rencontré également des pontes aquatiques de *Succinea putris*, déposées sous des feuilles flottantes, et je puis confirmer qu'elles avaient l'aspect de pontes de *Planorbis*, moins coriaces et moins unies, et surtout non colorées.

coces de division de l'œuf (cavité qui manque dans les formes marines) : Chez *Amnicola*, des Pulmonés, les Najades, *Cyclas* et *Dreissensia* (1). D'autre part, il a été constaté chez *Physa fontinalis*, qu'une basse pression et un temps pluvieux exercent un effet retardateur sur l'évolution embryonnaire (2).

8° Action sur le phototropisme. — On a vu plus haut (p. 533) que la déshydratation rend lucifuge les *Littorina rudis*, plus positivement phototropiques par hydratation.

5. — Altitude.

Ce facteur ne paraît pas agir manifestement *par lui-même* (c'est-à-dire par diminution de la pression), ou du moins cela n'est pas clairement démontré. Il agit plutôt d'une façon indirecte, tantôt par le « froid », tantôt par la sécheresse (et l'on trouvera plus haut, sous les rubriques : 2. Température et 4. Humidité et sécheresse, divers exemples de ce mode d'action).

Voici, au surplus, encore plusieurs autres cas où l'action de l'altitude se fait sentir, sans qu'il soit toujours possible de déterminer exactement par quel facteur :

1° Action sur la forme. — On a signalé maints exemples d'allongement de la spire chez les Gastropodes Pulmonés : *Helix pomatia* dans les montagnes d'Auvergne (3) et *H. aspersa* dans les montagnes du sud de l'Europe (4) ; cette dernière

---

(1) Kofoid, *On the early Development of* Limax. (Bull. Mus. Comp. Zool., vol. XXVII, 1895, respectivement pp. 97, 102 et 103.)

(2) Wierzejski, *Embryologie von* Physa fontinalis *L.* (Zeitschr. wiss Zool., Bd LXXXIII, 1905, p. 518.)

(3) Bouillet, *Catalogue des espèces et variétés de Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans la haute et la basse Auvergne.* Clermont-Ferrand, 1836.

(4) Recluz, fide Locard, *L'action des milieux sur le développement des Mollusques.* (Loc. cit., p. 65.)

espèce, acclimatée dans les régions montagneuses de Sicile, y devient la forme *H. mazzuli*, à spire plus élevée, presque turriculée, au moins dans sa variété *conoidea* (1). De même l'espèce *H. arbustorum*, quand elle s'élève dans les régions montagneuses, devient plus élancée (2); et *Limnaea truncatula* acquiert, par l'altitude, une spire plus allongée (3).

2° Action sur la taille. — En général, l'altitude est une cause de réduction de la taille; elle agit d'ordinaire alors par le froid ou la sécheresse qui raccourcit la durée de la saison où l'animal est actif, se nourrit et grandit. Cette relation, qui fait que les individus des lieux élevés sont plus petits que ceux de la même espèce habitant les plaines, a été reconnue depuis longtemps pour la généralité des Pulmonés terrestres (4); elle a été précisée pour un certain nombre d'espèces, notamment pour *Helix obvoluta*, *Bulimus obscurus*, *B. subcylindricus*, *Clausilia laminata*, *C. parvula*, *C. nigricans* de la haute Belgique (5); *Helix arbustorum* en France (6); *H. nemoralis*, *H. sylvatica*, *H. candidula*, *Clausilia laminata*, *C. plicata*, etc., *Limnaea stagnalis* en Suisse (7): *Helix arbustorum* et *Clausilia rugosa*

---

(1) Re, *Di alcune Anomalie nei Molluschi.* (Boll. Sci. Pavia, t. XX, 1898.)

(2) Coutagne, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce.* (Loc. cit., 1883, p. 544.) — Taylor, *loc. cit.*, part X, 1914, p. 436.

(3) Van den Broeck, *Excursions, découvertes et observations malacologiques faites pendant l'année 1870.* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t.V, p. 46.)

(4) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. I, p. 338. — Dumont et Mortillet, *Catalogue critique et malacostatique des Mollusques de la Savoie et du bassin du Léman.* Genève, 1857. — Stabile, *Mollusques terrestres vivants du Piémont.* Milan, 1864. — Cooke, *Molluscs*, p. 84.

(5) Van den Broeck, *Liste des Mollusques recueillis aux environs d'Arlon et de Virton.* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. VIII, 1873, p 6.)

(6) Coutagne, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce.* (Loc. cit., 1883, p. 544.) — Stoll, *Zur Zoogeographie der landbewohnenden Wirbellosen.* (Vierteljahrschr. naturf. Gesellsch. Zurich, Jahrg. XL, 1895, p. 64 du tirage à part.)— Taylor, *A Monograph, etc.*, part X, 1914, p. 436.

(7) Stoll, *loc. cit.*, pp. 66 à 73 du tirage à part.

en Écosse (Ben Lawen, Perthshire, à 3,000 pieds) [1]; *Limnaea stagnalis* du lac Malham Tarn (Yorkshire, 1,250 pieds) [2]; *Nanina cincta, N. rugata, Planispira zodiacus* de Célèbes [3]; les *Physa gyrina* (6,000 pieds) et *P. humerosa* (4,890 pieds) de l'Amérique du Nord montrent l'influence nanisante de l'altitude [4].

Une exception apparente se trouve dans *Bulimulus (Otostomus) ghiesbreghti*, de Guatemala, qui présente une forme plus petite dans les vallées que sur les hauteurs; mais elle ne fait que confirmer la règle que l'altitude agit par raccourcissement de la saison d'activité et de croissance, car dans les hauteurs en question la période de sécheresse est beaucoup plus courte que dans les vallées [5].

3° Action sur la couleur. — On a vu plus haut, à propos de l'action de la température sur la couleur (p. 518), que les Mollusques Pulmonés prennent souvent une teinte sombre ou noirâtre, ou bien perdent leur pigmentation (sauf la noire), c'est-à-dire pâlissent, dans les régions élevées (froides). Un exemple du premier cas se trouve chez *Arion empiricorum* qui, dans les Vosges et les Pyrénées (1,500 à 2,000 mètres), est représenté par la forme *ater*, et en Irlande, sur les hauteurs jusqu'à plus de 3,000 pieds, ne montre que la variété *aterrima* [6];

---

(1) Laidlaw, *Shells at high Altitudes in Scotland*. (Journ. of Conch., vol. XII, 1908, p. 192 [« somewhat dwarfed »].)

(2) Cooke, *Molluscs*, p. 84 (« permanently dwarfed »).

(3) P. und F. Sarasin, *Die Landmollusken von Celebes*. Wiesbaden, 1899, p. 236.

(4) Stearns, *The fossil freshwater Shells of the Colorado Desert, their Distribution, Environment and Variation*. (Proc. U. S. Nat. Museum, vol. XXIV, 1901, p. 293 : cette influence nanisante peut être neutralisée par la température élevée des sources chaudes : par exemple, pour *Physa gyrina* à 3,800 pieds de hauteur [*loc. cit.*].)

(5) Stoll, *loc. cit.*, p. 74.

(6) Stelfox, *A list of the Land and Freshwater Mollusks of Ireland*. (Proc. R. Irish Acad., vol. XXIX, 1911, p. 82.)

et du second cas, chez *Helix arbustorum* qui, dans les Alpes bavaroises, est souvent de couleur claire (1), et dans le Sud-Est de la France, est généralement d'autant plus pâle qu'il est trouvé à une plus grande hauteur (2), tandis que dans d'autres régions montagneuses, il est représenté par une forme sombre ou « *fusca* ». *Limnaea truncatula* acquiert aussi, par l'altitude, une coquille plus foncée (3).

6. — Pesanteur.

1° Action attractive ou répulsive (« géotactisme »). — Diverses espèces de *Limax* sont nettement géotactiques; chez *L. maximus*, la déviation de la verticalité diminue avec le cosinus de l'angle du plan de station, et la limite extrême de la sensibilité à la pesanteur est très faible; la position de la tête varie fort suivant les circonstances extérieures et intérieures (4); les divers individus sont d'ailleurs différemment géotactiques (5). D'autres Gastropodes Pulmonés aquatiques, *Limnaea elodes* et diverses espèces de *Limnaea*, *Planorbis* et *Physa* sont négativement géotactiques, en l'absence d'oxygène; mais le signe de tactisme y change quand l'animal est pourvu d'oxygène (6). De même, *Melampus lineatus*, autre Pulmoné (marin), présente un géotactisme négatif hautement développé (7).

---

(1) Clessin, *Ueber Missbildungen der Mollusken und ihrer Gehäuse.* (22 Jahresber. nat. Hist. Ver. Augsburg, 1873, p. 43.)

(2) Locard, *Sur quelques cas d'albinisme et de mélanisme chez les Mollusques terrestres et d'eau douce de la faune française.* (Mém. Soc. Agric. Hist. nat. Lyon, 1883, p. 16.)

(3) Van den Broeck, *Excursions, découvertes et observations malacologiques faites en Belgique pendant l'année 1870.* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. V, 1870, p. 46.)

(4) Davenport and Perkins, *A contribution to the Study of Geotaxis in the higher Animals.* (Journ. of Physiol. Cambridge, vol. XXII, 1897.)

(5) Frandsen, *Studies on the Reactions of* Limax maximus *to directive stimuli.* (Proc. Acad. Arts and Sci. Boston, vol. XXXVII, 1901.) — D'après Baunacke, *L. agrestis* est négativement géotactique.

(6) Walter, *The Behaviour of the Pond Snail,* Lymnaeus elodes *Say.* (Loc. cit., 1906 pp. 26, 27 et 32.) — Kanda, *The Geotropism of Freshwater Snails* (Loc. cit., p. 96.)

(7) Dimon, *The Mud Snail :* Nassa obsoleta. (Loc. cit., 1905, p. 24.)

Parmi les Gastropodes à branchies, *Nassa obsoleta* et *Rissoa minuta* présentent un géotactisme faible ou nul (ces espèces ne sortant jamais de l'eau) (1). D'autre part, *Littorina rudis* et *L. palliata* (qui sont très aériens et sortent beaucoup de l'eau) manifestent un géotactisme négatif hautement développé (2). De même, *L. littorea* (comme les précédents, assez aérien) possède une sorte de géotactisme négatif, par diminution du taux d'oxygène (3), comme *Limnaea elodes* ci-dessus. *Paludina vivipara* a aussi été reconnu négativement géotactique (4). Quant aux Lamellibranches fouisseurs, comme on pouvait le prévoir, ils se montrent positivement géotropiques : *Anodonta piscinalis* (5). Enfin, les « larves » de *Loligo* sont négativement géotropiques (6).

2° Action sur la forme. — L'élongation de la spire dans certains cas résulte de l'action de la pesanteur ; chez *Planorbis multiformis* (7) et chez *Clausilia (Alopia) lurida*, qui vit sur les falaises perpendiculaires, tandis que d'autres individus de la même espèce habitent des rochers horizontaux dans la vallée de la Malaje ; ceux qui rampent usuellement sur des roches perpendiculaires sont plus longs que ceux qui rampent sur des surfaces de niveau (8).

D'autre part, la pesanteur n'influe pas sur la forme des

---

(1) Dimon, *loc. cit.*, p. 24.

(2) *Ibid.*, p. 24.

(3) Piéron, *Comptes rendus Soc. Biol. Paris*, t. LXIV, 1908, p. 956.

(4) Baunacke, *Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken.* (Biol. Centralbl., Bd XXXIV, 1914, p. 509.)

(5) Baunacke, *loc. cit.*, pp. 511 et 512.

(6) Loeb, *Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt.* (Pflüger's Arch. Physiol., Bd LIV, 1893.)

(7) Hyatt, *Transformations of* Planorbis *at Steinheim, with remarks on the effects of Gravity upon the form of shells and animals.* (Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci., vol. XXIX, 1880.)

(8) Cooke, *The Distribution and Habits of* Alopia (Proc. Malacol. Soc. London, vol. X, 1912, p. 93.)

coquilles de Lamellibranches fixés : alors même que *Ostrea virginiana* est fixé en position renversée, c'est toujours sa valve gauche qui est concave (1).

7. — Facteurs mécaniques.

Ils agissent sur la forme de l'animal et de sa coquille, ainsi que sur l'épaisseur et l'ornementation de cette dernière.

1° Action du mouvement du milieu sur la forme. — *a*) Gastropodes marins : Pour *Patella vulgata*, notamment, la chose a été constatée depuis longtemps, et même examinée et mesurée soigneusement ; on a reconnu ainsi que :

1. A la limite de la marée haute, c'est-à-dire aux endroits où les Patelles sont le moins longtemps exposées à l'agitation de l'eau, la coquille a toujours une spire plus haute (2) ; elle y est aussi plus étroite par rapport à la longueur (3) ;

2. Vers la mer basse, au contraire, la forme est aplatie (4) ; enfin, pour une longueur correspondante, les individus exposés le plus à l'agitation de l'eau sont plus plats que les individus abrités (5), notamment que ceux qui habitent des mares n'asséchant pas, c'est-à-dire des endroits où ils ne sont pas soumis aux mouvements du milieu. La forme aplatie *(depressa)* est plus « musclée » — et plus coriace conséquemment — et, par suite de ce fait, elle est rejetée en beaucoup de localités comme ne convenant pas pour servir d'amorce.

---

(1) Jackson, *The development of the oyster with remarks on allied genera.* (Proc. Boston Soc. nat. Hist., vol. XXIII, 1888.)

(2) Norman, *Zoologist*, 1860. — Giard : forme haute vers la terre : remarques verbales. — Russell, *Environmental Studies on the Limpet.* (Proc. Zool. Soc. London, 1907, p. 861.) — Dautzenberg, *Feuille jeunes natur.*, 1914 : forme « *conica* » Brown ou *elevata* Jeffreys, très haute, dans la zone la plus élevée.

(3) Russell, *loc. cit.*, p. 861.

(4) Mêmes auteurs et mêmes endroits que ci-dessus.

(5) Russell, *loc. cit.*, p. 863.

Chez une forme marine du Pacifique méridional, *Crepidula adolphei*, il a été reconnu deux formes distinctes : l'une, vivant dans la profondeur (eaux tranquilles), possède une spire haute; l'autre, vivant dans les brisants, présente une coquille plate (1).

Dans les formes spiralées, les eaux agitées causent le raccourcissement de la forme; chez *Littorina*, sur les rochers isolés et exposés, la spire est courte et presque plate, les derniers tours et l'ouverture sont larges (2); l'action des courants rend moins élevée la spire des *Buccinum*, *Purpura*, *Littorina*, comme elle rend moins haute la coquille de *Patella* (3). Les *Purpura lapillus* des endroits très exposés ont la spire plus courte d'un quinzième environ (observations personnelles); la vie dans les brisants rend leur croissance plus lente (4).

b) Gastropodes d'eau douce : D'une façon très générale, les Limnées montrent une forme plus courte et ramassée dans les lacs à eaux agitées que dans les fossés et les mares; il en est ainsi pour *Limnaea palustris* (5); de même, *L. stagnalis*, dans les lacs à eaux agitées, forme une coquille à tours plus emboîtés et à spire plus courte (var. *lacustris* Studer ou *bodamica* Miller), ce qui provient de l'action des mouvements de l'eau (lac de Neuchâtel, etc.) (6); et la même constatation a été faite dans le Lough Neagh et d'autres lacs d'Irlande, où cette espèce est également courte et tumide, semblable à la variété *lacustris* pré-

(1) PLATE, *Mittheilungen über zoologische Studien an der chilenische Küste.* (SITZUNGSBER. AKAD. WISS. BERLIN, 1894, p. 1071.)

(2) DALL, *On our knowledge of the Biology of Mollusks.* (PROC. AMER. ASSOC. ADVANC. SCI., 1882, p. 434.)

(3) MALARD, *Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des coquilles turbinées.* (BULL. MUSEUM PARIS, t. XII, 1906, p. 328 [pour *Littorina unifasciata*, voir une observation correspondante, plus haut, p. 541].)

(4) COLTON, *On some varieties of* Thais lapillus *in the Mount Desert region, a study of individual ecology.* (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, vol. LXVIII, 1916, p. 454.)

(5) STREBEL, *Zur Morphologie der Conchylien.* (VERH. VER. NATURW. UNTERHALT. HAMBURG, Bd II, [1875], pp. 6 et 13, pl. II, fig. 13 et 14, 1876.)

(6) VON MARTENS, *Sarasin's Land-Mollusken von Celebes und die darin enthaltene theorie der Formenketten.* (SITZUNGSBER. GES. NATURFORSCH. FREUNDE BERLIN, 1899, p. 204.)

citée [1] ; dans les endroits abrités et les ports protégés du lac de Genève, *L. stagnalis* se montre avec une longue spire, tandis qu'au contraire, là où l'eau subit de violents remous, il présente une coquille globuleuse à spire courte, de la forme « *lacustris* » [2]. Pour *L. auricularia*, il existe une forme « *tumida* » (correspondant à variété *lacustris* de *L. stagnalis*), présentant l'abaissement de la spire et l'emboîtement des tours, et qui se rencontre *seulement* dans les lacs de Starnberg (Bavière), de Constance et dans d'autres grands lacs alpins ; sa conformation ramassée, à tours emboîtés, est due à l'agitation superficielle des eaux [3] ; la même cause explique une forme correspondante de *L. auricularia* dans le lac de Issyk Koul (Turkestan) : *L.* « *obliquata* » Martens [4]. *L. peregra* est représenté dans les lacs du Nord-Ouest de l'Angleterre : Winderme (W. Moreland), Derwentwater (Cumberland) et Llyn-y-Vanfach, par une forme à spire courte, de conformation permettant de résister au ressac [5]. Dans *L. biformis*, les diverses variations constatées dans la forme sont des degrés divers d'arrondissement de la coquille, en rapport avec des différents degrés de mobilité du milieu aquatique dans lequelle elles se produisent [6].

Neritina aequinoxialis, de l'île du Prince (golfe de Guinée), a la spire courte et la base large, dans les eaux rapides de l'intérieur, tandis que dans les eaux tranquilles de la côte, la spire y

---

(1) STELFOX, *A list of the Land and Freshwater Mollusks of Ireland.* (PROC. R. IRISH ACAD., vol. XXIX, 1911, p. 111.)

(2) ROSZKOWSKY, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (REV. SUISSE DE ZOOL., t. XXII, 1914, p. 508.)

(3) CLESSIN, *Deutsche Excursions Mollusken Fauna.* Nürnberg, 1876, p. 368 ; et *Ueber den Einfluss der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken.* (JAHRESH. VER. F. VATERL. NATURK. WÜRTTEMBERG, 1897, p. 80.)

(4) HEYNEMANN, *Ueber Veränderlichkeit der Molluskenschale.* (SENKENB. NAT. GES. BERICHT, 1869-1870, p. 136, 1870.)

(5) MADISON, *Journ. of Conch.*, vol. V, p. 260.

(6) MARCUCCI, *Su alcune variazioni biologiche della* Limnaea biformis (*Küs.*). *Contributo allo studio dell' influenza dell' ambiente nello sviluppo degli animali.* (BOLL. SOC. ZOOL. ITAL., 2e série, vol. VIII, 1907.)

est haute (¹); *N. fluviatilis* dans la Durme à Bautschaute (Belgique), c'est-à-dire dans une eau très peu courante, est représentée par une forme à spire allongée (var. *elongata*) (²).

On a cru trouver un exemple d'une action tout à fait opposée dans *Limnaea peregra* qui caractériserait, avec sa spire relativement saillante, les eaux courantes; tandis que la forme à spire courte (*L.* « *ovata* ») se trouverait dans les mares et les lacs (³); mais il est tout à fait certain que les deux formes vivent côte à côte, et que *L. peregra* vit notamment dans les eaux stagnantes et courantes, comme *L. ovata* (⁴). Il est d'ailleurs bien connu que dans les eaux agitées ou à courant rapide, la forme des organismes et des coquilles notamment s'aplatit et se raccourcit; exemples, dans l'eau douce, le cas de *Navicella* (⁵) et pour ce qui concerne les Gastropodes marins, l'expérience courante a montré que les mieux (et pour ainsi dire les seuls) adaptés aux brisants, sont ceux qui ont acquis une forme aplatie, peu saillante, ou courte et lisse, à large pied adhérent, tels que *Chiton*, *Patella*, *Siphonaria*, *Gadinia*, *Littorina obtusata*, *Lacuna*, *Calyptraea*, *Crepidula*, etc.; et pour ceux du lac d'Aral spécialement, il a été constaté que leur adhérence est d'autant plus forte que la surface de leur pied est plus grande et que la hauteur de leur corps présente un moindre obstacle au courant (⁶).

c) Lamellibranches : Chez *Mytilus edulis*, l'agitation plus ou moins grande de l'eau influe sur la forme de la coquille; dans les eaux tranquilles où cette espèce est toujours immergée (sous

(¹) Heynemann, *loc. cit.*, p. 136.

(²) Van den Broeck, *Excursions, découvertes et observations malacologiques faites en Belgique pendant l'année 1870.* (Loc. cit., p. 22.)

(³) Taylor, *The variation of* Limnaea peregra (*Müller*). (Journ. of Conch., vol. VI, p. 284.)

(⁴) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. II, pp. 467 et 470. — Bollinger, *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung*, pp. 136 et 137.

(⁵) Semper, *Die natürliche Existenzbedingungen der Thiere*, vol. II, p. 5.

(⁶) Alenitzin, *Ueber die Mollusken des Aral-Meeres.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd XXVIII, 1877, pp. 406 et 407.)

la mer basse, etc.), elle a la coquille haute (dorso-ventralement) et peu épaisse (forme *galloprovincialis*); là où elle émerge à chaque marée, sa coquille est épaisse, moins haute, plus longue et à byssus fort (*M. edulis* typique); enfin, dans les eaux très agitées, la coquille est courte, épaisse, à byssus fort (forme *incurvatus*) (1).

Lorsque *Aetheria* habite des rapides, des cataractes ou des eaux agitées, elle a une forme compacte et aplatie, et dans les eaux tranquilles, sa forme est épineuse, légère, rappelant les *Hippurites* (2).

Chez les Unionidae, de nombreuses observations ont été faites à ce propos et ont fait depuis longtemps reconnaître que le mouvement du milieu modifie la forme (3). Dans *Unio pictorum*, l'action du courant, rongeant le fond, a pour effet de comprimer et d'allonger postérieurement la coquille, qui peut ainsi rester partiellement enterrée et surtout plus solidement ancrée (4). De même, dans les formes « *platyrhynchus* » Rossm. de *Unio pictorum*, « *batavus* » Lam. et « *decurvatus* » Rossm. de *U. crassus*, et « *rostrata* » de *Anodonta cygnea*, la partie postérieure est développée en bas par l'action du courant; le bord inférieur est allongé et la partie postérieure presque en forme

---

(1) PELSENEER. *La formation de variétés chez la moule comestible.* (ANN. SOC. MALACOL. BELG., t. XXVIII, 1893.) — Voir aussi ANTHONY, *Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires.* (ANN. SCI. NAT. [ZOOL.], 9e série, t. I, 1905, p. 240.) — WILLIAMSON, *The Spawning, Growth, and Movement of the Mussel* (Mytilus edulis *L.*), *and the Spoutfish* (Solen siliqua *L.*). (22th REP. FISH. BOARD SCOTLAND, Year 1906, p. 238, pl. XVI, fig. 31, 1908.) — HILBERT, *Ueber* Mytilus edulis *und seine formen.* (35 BER. WESTPREUSS. BOT.-ZOOL. VER. DANZIG, 1913.)

(2) ANTHONY, *loc. cit.*, p. 367. — SIMROTH, *Ueber einige Aetherien der Congofällen.* (ZOOL. ANZ., 1890.)

(3) PICARD, *Sur les déviations dans le genre* Unio. (BULL. SOC. LINN. NORD FRANCE, t. I, 1840.) — GALLENSTEIN, *Die Schalenformungen der Muscheln des Wörther-Sees in Kärnten.* (NACHR. BL. MALAKOZ. GESELLSCH., Bd XXIV, 1892.) — GODET, *Sur les déformations des coquilles de bivalves habitant les eaux douces.* (BULL. SOC. SCI. NAT. NEUCHATEL, t. XXI, 1893.)

(4) BRIDGMAN, *A Variety caused by Locality.* (JOURN. OF CONCH., vol. I, 1875, p. 70.)

de crochet arqué vers le bas et enfoncé dans la vase; or ces formes manquent dans les eaux profondes sans agitation (1). Le courant, dans les bassins d'écluses produit, par son action sur les *Unio*, des formes antérieurement tronquées et avec renversement en avant du crochet (2).

2° Action sur la musculature. — Dans *Mytilus edulis (galloprovincialis)*, le muscle adducteur antérieur est toujours beaucoup plus fort chez les individus des brisants que dans ceux des places abritées (3) (si l'on examine des espèces différentes d'un même genre, on voit que des espèces intercotidales ont une musculature puissante, tandis que les formes abyssales possèdent une musculature faiblement développée; le milieu qu'elles habitent est dépourvu de mouvement).

3° Action sur l'épaisseur des coquilles. — Les coquilles des eaux profondes sont plus minces que celles des formes correspondantes des eaux peu profondes et agitées; les Mollusques abyssaux ont une coquille plus mince que celle des espèces analogues du littoral. Parmi les formes marines littorales, les individus « exposés » de *Patella vulgata* sont plus épais que les spécimens abrités (4); de même, parmi les Lamellibranches, la forme *Mytilus* « *galloprovincialis* » d'en dessous de la mer basse

---

(1) Jordan, *Einfluss des bewegten Wasser auf die Gestaltung der Muscheln aus der Familie Najades*, Lam. (Biol. Centralbl., Bd I, 1881, p. 394.) — Sell, *Einfluss des bewegten Wassers auf die Gestaltung der Muscheln aus der Familie Unionidae.* (Nachrichtsbl. Malakoz. Gesellsch., Bd XXXVIII, 1906, p. 184.)

(2) March, *Studies in Morphogenesis in Pelecypoda. I. A preliminary Note on the variation in* Unio pictorum, Unio tumidus *and* Anodonta cygnea. (Mem. Manchester Litt. and Phil. Soc., vol. LV, n° 8, 1911.) — De jeunes *Anodonta cygnaea* retirés d'un étang et placés dans un cours d'eau, sont devenus pareils à *A. piscinalis.* (Communication verbale de M. Dautzenberg.)

(3) List, *Die Mytiliden.* (Fauna and Flora Golf. Neapel, monogr. 27, 1902, p. 162.)

(4) Russell, *Environmental Studies on the Limpet.* (Loc. cit., p. 865.)

est plus mince que la forme typique *M. edulis*, intercotidale (1). Dans l'eau douce, Gastropodes et Lamellibranches présentent également le même phénomène.

Les divers *Limnaea* auxquels l'eau agitée des grands lacs donne une forme plus courte et plus ramassée présentent, en même temps, une coquille *plus épaisse*, plus robuste et plus fortement constituée : *L. palustris* (Strebel), *L. stagnalis* (Stelfox), *L. peregra* (Madison) (p. 550 ci-dessus); la forme *obliquata* du *L. auricularis*, spéciale au lac Issyk-Koul près du Thian Schah (Turkestan), montre un épaississement de la coquille, consécutif à l'agitation superficielle des eaux, plus marqué encore que la variété *lacustris* de *L. stagnalis* dans le lac de Constance (2). Par contre, les formes lacustres de la profondeur (là où il n'y a pas de mouvement du milieu) possèdent des coquilles minces : espèces « abyssales » de *Limnaea* du lac Léman, *L. stagnalis* du lac Michigan, à 34 pieds de profondeur (3). Les *Chilina* des eaux courantes de l'Amérique du Sud ont la coquille plus forte que les *Limnaea* voisins des eaux tranquilles.

Les Gastropodes du lac Tanganyika ont un aspect « thalassoïde » dû à l'épaisseur de leur coquille, engendrée par la même cause.

Pour les Najades, on a observé un effet analogue de l'agitation de l'eau : *Anodonta grandis* et *Unio luteolus* de couleur sombre, tous deux à coquille mince, « fuient » les parties peu profondes du lac Winona (Indiana), tandis que *Unio luteolus* clair, à coquille épaisse, est localisé dans ces parties peu profondes (4).

---

(1) Pelseneer, *La formation de variétés chez la moule comestible*. (Loc. cit., 1893.)

(2) Heynemann, *Ueber Veränderlichkeit der Molluskenschale*. (Loc. cit., 1870, p. 136.)

(3) Walker, fide Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 77.

(4) Headlee, *Ecological Notes on the Mussels of Winona, Pike, and Central Lakes of Kosciusko County, Indiana*. (Biol. Bull., vol. XI, 1906, p. 308.)

L'extension de la navigation à vapeur dans les rivières et l'agitation du milieu qui en résulte, a eu fréquemment des conséquences du même ordre; à Lyon, il en est résulté l'extinction de nombreux Mollusques; seules les formes fixées ou les formes à coquille *épaisse* (lourde par suite) ont persisté (1).

4° ACTION DE MOUVEMENT DU MILIEU SUR LA CHARNIÈRE DES LAMELLIBRANCHES. — Les formes lacustres de *Unio tumidus* et de *U. crassus* ont les dents cardinales principales faiblement développées, tandis que leurs formes fluviales (exposées aux courants) ont toujours ces dents bien conformées (2); dans les parties courantes, rapides, des fleuves de Silésie, *Unio pictorum* a une dent postérieure de la valve gauche encore beaucoup plus développée que l'antérieure (forme « *pachyodon* ») (3); d'une façon générale, les *Unio* conservent leurs dents lorsqu'ils sont exposés à l'action d'un courant rapide, mais tendent à les perdre dans les eaux plus tranquilles de canaux, lacs et mares (4).

Cyclas rivicola et *Pisidium amnicum* (fluviatiles) ont deux dents principales (dans chaque valve) que les individus lacustres des mêmes espèces ne possèdent point (5). Enfin, les formes profondes des lacs, parmi les Lamellibranches, sont aussi un exemple de charnière moins développée; *Pisidium urinator*, vers 300 mètres dans le lac de Genève, n'a qu'une seule dent latérale à chaque charnière (6).

---

(1) LOCARD, *Études sur les variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile de la partie centrale du bassin du Rhône.* (ANN. SOC. AGRIC. LYON, 5e série, t. III, 1881, p. 641.)

(2) SELL, *Biologische Beobachtungen an Najaden.* (ARCH. F. HYDROBIOL. UND PLANTONK., Bd III, 1907, p. 187.)

(3) JORDAN, *Einfluss des bewegten Wassers auf der Gestaltung der Muscheln der Familie Najades,* Lam. (LOC. CIT., p. 394.)

(4) COOKE, *Molluscs*, p. 274.

(5) JORDAN, *loc. cit.*, p. 394.

(6) CLESSIN, *Les* Pisidiums *de la faune profonde des lacs suisses.* (BULL. SOC. VAUD. SCI. NAT. Lausanne, t. XIV, 1876.)

5° Action du mouvement du milieu sur l'ornementation. — Sur les rochers plats et polis (par l'action des brisants), les *Patella vulgata* ont une coquille à surface lisse et à contour assez régulier; au contraire, sur les roches inégales et raboteuses (non polies par les brisants : on sait que *Patella* est très sédentaire), la coquille est pourvue d'arêtes et présente un contour irrégulier (1). *Trophon* (« *Murex* ») *magellanicus*, dans les eaux calmes, est pourvu de grandes expansions foliacées, tandis que la même espèce, en mer agitée, ne présente que des côtes treillissées seulement (2). Dans le genre *Ranella*, les espèces à ornementation simplement noueuse se trouvent dans les places rocheuses et sur les récifs de coraux (régions des brisants), tandis que les espèces « *ailées* » habitent dans les eaux profondes (calmes) (3). La forme « lamelleuse » de *Purpura lapillus* se trouve dans les endroits abrités (4).

Dans l'eau douce, les mêmes effets s'observent encore : *Io* est lisse (*Io fluviatilis*) en amont, où le courant est plus rapide dans toutes les rivières, et épineux (forme *spinosa*) en aval (où le courant est plus faible); et entre les spécimens pris en amont dans les diverses rivières de l'habitat, la ressemblance est ainsi plus grande qu'entre ceux d'amont et d'aval dans la même rivière (5). Les *Neritina* épineux (*Clithon*) (*N. diadema*, *N. longispina*, *N. coronata*, etc.) ne se rencontrent que là « where the water is totally quiet (6) ». On a vu plus haut (p. 552) que chez les *Aetheria*, les eaux tranquilles présentent une forme épineuse et les eaux agitées, une forme lisse et aplatie.

6° Action du mouvement du milieu sur le mode de fixation ou l'attitude. — On constate — au moins chez des Gastropodes —

(1) Russell, *loc. cit.*, p. 865.
(2) Johnston. *An Introduction to the Conchology*. London, 1850.
(3) H. and A. Adams. *The Genera of recent Mollusca*, vol. I, 1858, p. 105.
(4) Dall, *Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. XLIX, 1916, p. 559.
(5) Adams, *Variation in* Io. Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci., vol. II, 1900, p. 14.)
(6) H. and A. Adams, *The Genera of recent Mollusca*, vol. I. 1858, p. 385.

une orientation des animaux, tête en avant, qui a pour effet d'offrir le minimum de résistance; *Nassa obsoleta*, par exemple, s'oriente ainsi contre le courant ([1]); il y a peut-être ici la cause indirecte de l'allongement de certaines formes sédentaires.

Tapes pullaster vit usuellement libre; mais dans des eaux à mouvements sensibles, il s'attache par quelques filaments byssaux aux roches sous-marines.

7° Action mécanique du fond, plus ou moins cohérent. — *a*) Action sur l'épaisseur de la coquille : Les diverses espèces de *Cardium* habitant des fonds de dureté différente montrent une épaisseur différente et un nombre différent de côtes; la coquille est plus mince et porte moins de côtes dans les fonds vaseux (*C. hians* en est un exemple fort net); la même chose s'observe à un degré moins marqué, mais au sein d'une même espèce (*C. edule*), dans les fonds un peu différents.

Chez les Najades, la variation des fonds détermine des variations d'épaisseur et de couleur; la forme épaisse de *Unio luteolus* domine sur le fond dur, sableux et graveleux du lac Winona; placée expérimentalement sur un fond vaseux, elle n'y résiste pas, alors que la forme mince y prospère ([2]); de même, dans Pike Lake et Center Lake, là où le fond est formé de fine vase, résistent seulement les espèces à coquille mince et légère : *Unio fabalis*, *Anodonta grandis* et *A. edentula* ([3]).

b) Action sur la forme : Un fond boueux ou vaseux détermine souvent une forme ventrue de la coquille, par exemple dans les Najades (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, etc.) ([4]); chez les Gastropodes, la vie en fouisseur, dans un fond mou, amène une forme arrondie ou la réduction de la spire : *Natica*, *Bulla*, etc.

([1]) Dimon, *The Mud Snail :* Nassa obsoleta. (Loc. cit., p. 26.)

([2]) Headlee, *Ecological notes on the Mussels of Winona, Pike, and Center Lakes of Kosciusko County, Indiana*. (Biol. Bull., vol. XI, 1906, pp. 306 et 309.)

([3]) *Ibid.*, p. 313.

([4]) March, *Journ. of Conch.*, vol. XIII, 1911, p. 218.

c) Action sur l'ornementation : Des épines sont un soutien ou un appui, dont l'acquisition s'observe dans les formes de divers groupes, vivant sur un fond mou, peu cohérent; ainsi parmi les Gastropodes marins vivant à la surface d'un fond mou, il en est beaucoup où sont apparues des rangées d'appendices, épines, etc., jouant ce rôle d'appui : *Aporrhais, Murex* [1], *Pterocera, Strombus*, etc. Bien des Lamellibranches sont ancrés dans un fond mou à l'aide d'épines : *Cytherea dione, Unio spinosus*, etc. Les épines de *Cardium echinatum* sont plus petites sur un fond dur que sur un fond très meuble, vaseux, où elles contribuent à la résistance à l'enfoncement [2]. *C. aculeatum*, sur un fin sable vaseux, a des épines allongées; par contre, *C. tuberculatum* vit sur un sable grossier et dur et ne possède que des saillies très courtes; *C. echinatum*, dont les épines sont plus courtes que celles de *C. aculeatum*, ne se trouve ni dans le sable très mou, ni dans le sable très dur [3].

d) Action sur la ponte : *Limnaea columella*, sur un fond de sédiment (fond *meuble* conséquemment), pond plus d'œufs que sur un fond rigide, sans sédiment, verre ou porcelaine, toutes autres conditions étant égales [4].

8° COMPRESSION — *a*) Chez les formes fixées, elle détermine des modifications de forme; ainsi dans *Ostrea*, la compression a pour effet l'élongation des coquilles [5].

---

(1) Ces épines peuvent même être utilisées pour ouvrir des coquilles de Lamellibranches (*Arca*) : FRANÇOIS, *Choses de Nouméa*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 2e série, t. IX, 1891, p. 241, fig. [*Murex fortispina*].)

(2) WOODWARD, *Darwinism and Malacology*. (PROC. MALACOL. SOC. LONDON, vol. VIII, 1909, p. 280.)

(3) HUNT, *On the influence of wave-currents on the Fauna inhabiting shallow Seas*. (JOURN. LINN. SOC. LONDON [ZOOL.], vol. XVIII, 1886, pp. 266 et 273.)

(4) COLTON, *Some Effects of Environment on the Growth of* Lymnaea columella *Say*. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1908, p. 444.)

(5) GLASER, *Some Experiments on the Growth of Oysters*. (SCIENCE, 2e série, vol. XVII, 1903, pp. 529-530.)

b) La compression mutuelle de deux ou plusieurs œufs dans une même coque détermine parfois leur soudure et la constitution d'embryons multiples (p. 333).

c) Les secousses multiples et la compression consécutive des œufs de *Littorina rudis* par les infusoires parasites dans l'oviducte *(Protophrya ovicola)*, est cause que très souvent l'embryon a la coquille déformée, déroulée, etc. (pp. 420 et 461, fig. 265).

d) Les œufs de *Helix pomatia*, comprimés pendant le développement, donnent des jeunes planorboïdes, dont certains paraissent même appartenir à une autre espèce; la columelle est perpendiculaire à la surface de compression ([1]).

e) La compression des œufs de *Cuningia* (probablement *tellinoides*) a pour effet de transformer la segmentation inégale en segmentation égale ([2]).

f) Chez *Crepidula fornicata*, un traitement mécanique violent détermine la production d'embryons incomplets (p. 308).

9° Centrifugation. — Bien qu'elle paraisse sans effet sur la segmentation chez *Cuningia*, elle cause un développement anormal de l'œuf chez *Physa ancilla*, si elle est exécutée après l'émission du premier globule polaire ([3]).

([1]) Künkel, *Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken* (Helix pomatia). (Zool. Anz., Bd XXVI, 1903, p. 662.)

([2]) Browne. *Effects of Pressure on* Cuningia *Eggs*. (Arch. Entwickl. Mech., Bd XXIX, 1910, p. 253 [il n'a pas été obtenu de larve, le développement s'étant arrêté].)

([3]) Browne, *loc. cit.*, p. 253 (même la centrifugation prolongée; les secousses sont également sans effet sur l'œuf de *Cuningia*). — Conklin, *The effects of centrifugal force upon the organization and development of the eggs of fresh water Pulmonates*. (Journ. of Exper. Zool., vol IX, 1910, p. 144 [exceptionnellement il s'est produit un embryon non tordu : voir première partie, p. 354].)

10° Mérotomie. — Appliquée à l'œuf du *Nassa (Ilyanassa) obsoleta*, elle donne des fractions d'embryons (1) ; au contraire, chez *Aplysia sp.*, les premiers blastomères isolés peuvent compléter ce qui manque et conduire à un développement normal (2). Chez *Dentalium entale*, on peut obtenir la fécondation et le développement de quarts d'ovule, même non nucléés; la segmentation n'en est pas régulièrement progressive, celle du cytoplasme étant en retard sur celle du noyau; le développement s'en poursuit jusqu'au stade véliger (3) ; mais il se produit souvent des larves naines (4).

8. — Étendue du milieu.

1° Gastropodes des îles. — *a*) Action sur la taille : On a observé fréquemment que dans les îles, la taille est réduite, comparativement à celle de la même espèce sur le continent voisin; ainsi, dans l'île de Ré, il est bien connu que *Helix aspersa* n'atteint que la taille de *H. nemoralis*; *Orthalicus undatus* est plus petit à la Trinité et à Grenade que sur le continent sud-américain, et *Streptaxis deformis* de la Trinité n'a que la moitié de la taille qu'il atteint à la Guyane (Georgetown, Demerara) (5) ; les Helicidae de Madère sont étroitement alliés à des formes de la région méditerranéenne, mais sont plus petits de taille (6).

---

(1) Crampton, *Experimental Studies on Gasteropod Development.* (Arch. Entwickl. Mech., Bd III, 1896, pp. 6 et 7.)

(2) Fujita, *Notes on some experiments on Molluscan eggs.* (Zool. Mag. Tokyo, vol. VIII, 1896.)

(3) Delage, *Études sur la mérogonie.* (Arch. Zool. expér., 3e série, t. VII, 1899, pp. 388, 391 [fig. 7], et 392.)

(4) Wilson, *Experimental Studies on Germinal localization.* I. *The Germ-Regions in the Egg of* Dentalium. (Journ. of Exper. Zool., vol. I, 1904, p. 69 [exceptionnellement une larve avait deux plaques apicales et deux houppes ciliées : voir fig. 275].)

(5) Gibbons, *Journ. of Conch.*, vol. II, 1878, p. 129.

(6) Cooke, *Molluscs*, p. 297.

b) Action sur la couleur : Les individus insulaires offrent souvent une couleur plus sombre que les continentaux, de sorte que, pour ce qui concerne les Gastropodes, la faune terrestre est « obscurcie » (1). Un « mélanisme insulaire » a d'ailleurs été signalé dans d'autres groupes que les Mollusques, et les *Helix* des îles dalmates en ont encore été donnés comme exemples (2). Il est fort possible que ce soit ici l'humidité du climat qui intervienne (voir plus haut : 4. Humidité et sécheresse, 4° Action sur la couleur).

2° Gastropodes d'eau douce. — Dans des volumes d'eau de peu d'étendue et notamment dans ceux qui sont susceptibles de se dessécher, les Gastropodes au moins offrent le phénomène du nanisme; d'une façon générale, il y ont une taille plus petite et des tours moins nombreux (3); dans des mares pouvant être presque desséchées, puis presque soudainement remplies, les Limnées sont naines (4).

De nombreuses expériences ont confirmé cette observation de la réduction de la taille des Gastropodes aquatiques élevés en milieu confiné et réduit; on a pu ainsi ralentir et retarder la croissance de diverses espèces de Pulmonés d'eau douce : *Limnaea stagnalis* (5),

---

(1) Fischer, *De l'influence des îles sur les espèces*. (Journ. de Conch., t. V, 1856, p. 35.)

(2) Sturany, *Mollusca* (in *Beiträge zur Kenntniss der Fauna einiger dalmatischer Inseln*). (Verh. Zool. Bot. Gesellsch. Wien, Bd LII, 1902, p. 381 [« ... neigen sonst auch die Landschnecken der Inseln zur Hervorbringen dunkler Formen »].)

(3) Locard, *L'influence du milieu sur le développement des Mollusques*. (Loc. cit., 1892, p. 117.)

(4) Brot, fide Cooke, *Molluscs*, p. 88.

(5) Hogg, *Observations on the Development and Growth of the Water-Snail* (Limnaea stagnalis). (Trans. Microsc. Soc., vol. II, 1854, p. 103 [spécimens ayant encore à 6 mois la taille normale d'individus de 2 ou 3 semaines].) — Semper, *Ueber die Wachsthumsbedingungen des* Lymnaeus stagnalis. (Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg, Bd I, 1874); et *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*, Bd I, p. 198, fig. 43 (la croissance est d'autant plus grande que le volume d'eau est plus grand, jusqu'à 2 litres). — Dybowski, *Beobachtungen über das Wachsthum der* Limnaea stagnalis *L.* (Nachrichtsbl. d. Malakoz. Gesellsch., 32 Jahrg., 1900, pp. 111-114 [la grandeur est en rapport avec l'étendue du volume d'eau habité].)

Planorbis corneus [1], *Limnaea peregra*, etc. Et outre la réduction de la taille, la forme elle-même peut être influencée par le volume du milieu liquide; par exemple chez *Limnaea megasoma*, où telle était la modification de forme, consistant dans le rétrécissement de la spire, que dans l'opinion d'un conchyliologiste réputé cette forme nouvelle n'avait pas de relation spécifique avec *L. megasoma* [2].

Mais dans les diverses expériences de ce genre, le volume d'eau n'agit pas seul, ni peut-être pas directement par lui-même, ni par l'étendue de la surface [3] et le manque de mouvement des animaux, mais par des facteurs d'ordre chimique provenant du grand nombre d'individus réunis dans un petit espace, et notamment par les excreta accumulés et surtout le manque d'aération [4].

A ces causes chimiques (voir plus loin : 9. Facteurs chimiques) de nanisme, s'ajoutent aussi des causes thermiques

---

(1) Balaschew, *Influence du milieu extérieur et principalement des dimensions du bassin d'eau sur quelques Mollusques* (en langue russe). (Mém. Soc. Natural. Nouv. Russie. Odessa, t. XII, 1887 [*Planorbis corneus* arrive à une taille d'autant plus petite que la capacité du vase où il est élevé est plus petite elle-même : pl. I, fig. 2, 3, 5 et 6].)

(2) Whitfield, *Description of* Lymnaea (Bulimnaea) megasoma *Say, with an account of changes produced in the offspring by unfavorable conditions of life*. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. [New-York], vol. I, 1882, p. 36 : « . . changing the specific characters to such an extent that when shown to a good working conchologist [Dr. James Lewis] he gave it as his opinion that they could have no specific relations to each other ».) — Quatre générations successives ont été conservées dans un milieu restreint, et ont montré une diminution continuelle de la taille et un rétrécissement de la spire; dans une autre expérience, après trois générations, la taille n'était que des 4/7 de la taille primitive.

(3) De Varigny, *Recherches sur le nanisme expérimental*. (Journ. de l'Anat. et Physiol., t. XXX, 1894, p. 184 [les mesures sont malheureusement ici entachées d'inexactitude, parce que l'auteur a mesuré pêle-mêle des Limnées et des Physes : voir fig. 9 et 10 (p. 161) et fig. 14 (p. 165), et encore fig. 21 (p. 170).]

(4) Voir pour l'étude et l'explication de ces causes de nanisme : Willem, *Observations sur la respiration cutanée des Limnées et son influence sur la croissance*. (Bull. Acad. Belg., 3e série, t. XXXII, 1896 [défaut d'aération].) — Colton, *Some Effects of Environment on the Growth of* Lymnaea columella. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 1908 [volume, excreta et aération].) — Legendre, *Recherches sur le nanisme expérimental*. Arch. Zool. expér., 4e série, t. VIII, 1908 [surtout aération et excreta].)

(voir plus haut, p. 482); de sorte que cette variation ou déformation peut être le résultat de diverses causes d'inconfort et que l'on peut en donner l'explication générale suivante : « Les Gastropodes aquatiques sont très petits quand la température ou la composition chimique gène leur développement (1) ».

3° Autres effets du manque d'espace (dans le développement). — Le milieu plus restreint ralentit la vitesse de l'évolution embryonnaire, par exemple dans *Limnaea stagnalis*, où elle se fait normalement en 15 jours dans un volume de 5 litres et où — toutes les autres conditions étant égales — elle ne s'achève qu'en 50 ou 60 jours dans un volume de 10 centimètres cubes, ou cinq cents fois plus petit (2).

Suivant que la larve est libre ou qu'il y a éclosion avec la forme adulte, la protoconque, dans un même genre, peut être différente ou non des tours suivants (hétérostylie); ainsi, par exemple, *Purpura haemastoma*, *P. sertata*, etc., à larves libres, c'est-à-dire se développant dans un milieu étendu, possèdent une protoconque hétérostyle; tandis que *P. lapillus*, se développant sans larve libre (dans un milieu restreint, la coque de l'œuf), a une protoconque ne différant pas des tours suivants (3).

---

(1) Coutagne, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques*. (Loc. cit., 1883, p. 543 [l'auteur en donne un exemple synthétique dans la Duranssole, petit cours d'eau à eaux légèrement chaudes et salines, où *Neritina (Theodoxia) fluviatilis*, *Physa acuta* et *Limnaea limosa* sont de proportions lilipuliennes, les Limnées étant trois fois plus petites que normalement].)

(2) Nourry, *Observations embryogéniques de la* Limnaea s agnalis. (Comptes rendus Assoc. Franç. Avanc. Sci., 27e session. [Nantes, 1898], p. 501, 1899.)

(3) Dans son travail : *Ueber Heterostylie bei Schneckenschale und ihre Erklärung* (Nachrichtsbl. d. Malakozool. Gesellsch., 1905, pp. 28 et 29), Boettger attribue des différences dans la protoconque, chez la même espèce, à des différences parfois minimes dans la profondeur à laquelle le développement a lieu. — Grabau (*Studies of Gastropoda*. IV. *Value of the Protoconch and early Conch Stages im the Classification of Gastropoda* [Proc. 7th intern. Zool. Congr., 1912, p. 761]), a avec raison mis en doute l'influence d'une aussi faible différence de profondeur; par contre, il attribue de son côté la protoconque différente des tours suivants à l'hérédité : cette explication ne peut se soutenir en présence du cas des *Purpura* ci-dessus, aux diverses espèces voisines desquels on ne peut attribuer des hérédités différentes !

Plusieurs œufs dans une même coque peuvent, par compression mutuelle en des points homologues, se souder et donner naissance à des monstres doubles, triples, etc. (voir Ire partie, p. 308).

9. — Facteurs chimiques.

1° Composition du milieu aquatique. — A. Variation de la salure : On a constaté l'influence de celle-ci sur la forme, l'épaisseur, la taille et même l'ornementation et la couleur de la coquille, ainsi que sur la rapidité du développement, l'activité ciliaire, la continuité de la vie, l'œuf, etc.

a) Action de la diminution de salure chez les Mollusques marins : 1. Sur la forme : Chez des Gastropodes, on a constaté une diminution de la longueur par rapport au diamètre transversal, par exemple chez *Littorina littorea* (1), chez *Nassa obsoleta*, où le rapport de ce diamètre transversal à la hauteur devient $^{59}/_{100}$ au lieu de $^{49}/_{100}$ (2); parmi les Lamellibranches, on voit aussi la hauteur diminuer relativement : chez les *Cardium edule* des stations d'eau douce prédomine le type allongé (3).

2. Action sur l'épaisseur de la coquille : L'épaisseur en est réduite dans l'eau saumâtre; les *Littorina* saumâtres tropicaux, *L. intermedia*, *angulifera*, *carinifera*, ne sont pas aussi épais que les vrais *Littorina* marins (4) ; *L. rudis* a une coquille plus

---

(1) Bumpus, *The variations and mutations of the introduced* Littorina. (Zool. Bull. Boston, vol. I, 1898.)

(2) Dimon, *Quantitative Study of the Effect of Environment upon the Forms of* Nassa obsoleta *and* Nassa trivittata *from Cold Spring Harbor, Long Island.* (Biometrika, vol. II, 1902, p. 31.)

(3) Bateson, *On variation of* Cardium edule *apparently correlated to the conditions of Life.* (Phil. Trans. Roy. Soc. London, vol. CLXXX [B], 1889, p. 317.)

(4) Gibbons, *Variation in tropical* Littorina. (Journ. of Conch., vol. I, 1874, p. 339.)

mince dans les estuaires (1); de même, *L. littorea* s'y montre plus léger : au fond de Red Wharf Bay (Anglesey), au débouché d'un cours d'eau, le poids moyen en est à peine le cinquième du poids des spécimens de l'extrémité de la baie, où l'eau est normale (2); *Nassa reticulata* de la Baltique porte aussi une coquille beaucoup plus mince que les individus de la Méditerranée et de l'Océan (3). Dans les *Patella* et les *Buccinum*, la diminution de densité (salure) diminue l'épaisseur de la coquille (4). Et chez les Lamellibranches (*Mya arenaria*, *Tellina baltica*), la même chose a été observée dans la Baltique (5).

3. Action sur la taille : Toutes les espèces qui vivent dans la Baltique (mer peu salée) y sont plus petites que dans la mer du Nord et d'autant plus petites qu'elles proviennent des parties les plus orientales (les plus pauvres en sel); il en est ainsi pour *Nassa reticulata* (6), pour *Littorina rudis* qui, pour une salure de 2.7 °/₀ (côte danoise), a une taille de 18mm5, pour 1.5 °/₀, 12 millimètres et pour 1.2 °/₀, 10 millimètres (7); et les *Littorina littorea* de Red Wharf Bay ci-dessus, de même qu'ils étaient beaucoup plus légers dans l'eau saumâtre de l'estuaire, y étaient aussi moitié plus petits que dans l'eau salée (8). Et, d'autre part, les Lamellibranches de la Baltique y offrent la même décroissance de l'Ouest à l'Est que les *Littorina rudis* : *Mytilus edulis* de 110 millimètres à 21, *Mya arenaria* de 100 millimètres à 36.5, *Cardium edule* de 44 millimètres à 18,

---

(1) Clark, *A History of the British marine Testaceous Mollusca*, 1855, p. 343.

(2) Cooper, *Variation in* Littorina littorea *L.* (Journ. of Conch., vol. XIII, 1912, p. 340.)

(3) Möbius, *Die Bildung, Geltung und Bezeichnung der Artbegriffe und ihre Verhältniss zur Abstammungslehre.* (Zool. Jahrb., Bd I, 1886, p. 257.)

(4) Malard, *Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des coquilles turbinées (Buccins).* (Bull. Muséum Paris, 1906, pp. 321 et 328.)

(5) Möbius, *Jahresber. Comm. z. wiss. Unters. deutsch. Meere*, 1871, p. 138.

(6) Möbius, *Zool. Jahrb.*, Bd I, 1886, p. 257.

(7) Johansen, *On the variation observed in some northern species of* Littorina. (Vidensk. Meddel. naturh. Foren., 1901, p. 301.)

(8) Cooper, *loc. cit.*, p. 340.

Tellina baltica de 23 millimètres à 15 [1]. *Cardium edule,* du lac saumâtre de Timsah (Ismaïlia), est nain [2]; *Tellina baltica,* du « Vieux-Port » de Wimereux (où la mer n'entrait plus qu'aux plus fortes marées de pleine lune), était presque deux fois plus petit que dans les fonds marins (observations personnelles); *Mya arenaria,* du lac saumâtre Stennis (Orcades), est dans le même cas [3], ainsi que celui de la Baltique, beaucoup plus petit comparativement que les individus océaniques, par exemple d'Islande et du Groenland [4]; *Arca granosa* L., du golfe du Bengale et de l'océan Indien, y atteint plus de 75 millimètres de largeur : dans le « lac » Chilka (côte orientale de l'Inde), où l'eau n'est que légèrement salée, cette forme n'atteint pas plus de 26 millimètres [5]; enfin la même chose s'observe pour *Neritina virginea* [6] et pour *Nassa obsoleta* [7].

4. Action sur l'activité ciliaire : Les cils des branchies, chez *Mactra (stultorum),* sont immobilisés dans l'eau qui a environ la moitié de la densité de l'eau de mer normale (1 gramme de sel marin par 64 grammes d'eau douce), tandis que ces cils battent dans l'eau salée par 2 ou 3 grammes de sel pour le même volume liquide (soit une densité normale ou environ doublée) [8].

---

(1) BRANDT, *Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht.* (VERH. DEUTSCH. ZOOL. GESELLSCH., 1897.)

(2) COMPANYO, fide DE FOLIN, *Dernières observations sur les anomalies malacologiques de l'étang d'Ossegor.* (BULL. SOC. BORDA. Dax, 1879, p. 4 du tirage à part.)

(3) JEFFREYS, *British Conchology,* vol. III, 1865, p. 66.

(4) COOKE, *Molluscs.* (CAMBRIDGE NATURAL HISTORY, vol. III, p. 84.)

(5) ANNANDALE, *The Mollusca of the Tai-Hu in the Kiagsu Province of China.* (MEM. ASIAT. SOC. BENGALE, vol. VI, 1918, p. 318.)

(6) METCALF, Neritina virginea *variety minor.* (AMER. NATUR., vol. XXXVIII, 1904, p. 565.)

(7) DIMON, *Quantitative Study of the Effect of Environment upon the forms of* Nassa obsoleta *and* Nassa trivittata *from Cold Spring Harbor.* (LOC. CIT., pp. 26 et 33 [la densité de l'eau est très peu élevée dans le port de Cold Spring, et les *Nassa* y sont beaucoup plus petits que les individus normaux des mêmes espèces].)

(8) GARNER, *On the Anatomy of the Lamellibranchiate Conchifera.* (TRANS. ZOOL. SOC. LONDON, vol. II, 1841, p. 95.)

5. Action sur les battements du cœur : Ils deviennent moins fréquents, par exemple chez des *Littorina rudis* nouveau-nés, placés dans l'eau douce (1).

6. Action sur l'activité vitale : Toutes les formes marines ne résistent pas également bien à la diminution de salure ; il a été reconnu que, dans un même groupe, les formes les plus voisines du niveau de la haute mer sont les moins sensibles à cette diminution (ou les plus « euryhalines ») (2) ; en outre, dans une même espèce, les individus les plus voisins de cette même limite sont plus euryhalins que ceux qui vivent vers la limite de la mer basse ; exemple : *Purpura lapillus, Littorina rudis* (3).

Il en est d'ailleurs pour les larves et embryons comme pour les adultes, et par abaissement de la salinité, les embryons suivants sont tués : *Eolis papillosa*, par $^3/_5$ d'eau douce ; *E. concinna*, par $^5/_9$; *Doris bilamellata*, *Ancula cristata* et *Polycera ocellata*, par $^5/_9$; *Goniodoris nodosa* et *Tritonia plebeia*, par $^1/_2$; *Lamellaria perspicua* et *Philine aperta*, par $^1/_3$, parmi les Gastropodes ; et chez les Lamellibranches, les trochosphères de *Pholas candida* sont tués par $^4/_5$, et ceux de *Mactra subtruncata*, par $^1/_2$ d'eau douce (4).

---

(1) Pelseneer, *L'origine des animaux d'eau douce* (Bull. Acad. Belg., année 1905, p. 719, 1906.)

(2) Beudant, *Mémoire sur la possibilité de faire vivre des Mollusques fluviatiles dans les eaux salées et des Mollusques marins dans les eaux douces.* (Journ. de Physique, t. LXXXIII, 1816 [des formes comme *Tellina incarnata*, *Pecten varius* et *Chama lazarus (gryphoides)*, *Haliotis tuberculata*, etc., ne résistent pas à l'eau douce, même lorsqu'on les y amène progressivement].) — De Varigny, *Beitrag zur Studium des Einflusses des süssen Wassers auf die Seethiere.* (Centralbl. f. Physiol., Bd I, 1888, p. 566 [*Doris* et *Venus* sont tués après un certain temps par l'adjonction d'un peu plus des deux tiers : soit 68,7 % d'eau douce ; *Tapes decussatus* résiste jusque dans l'eau tout à fait douce].) — Gogorza, *Influencia del aqua dulce en los animales marinos.* (Anal. Soc. Espan. Histor. natur., t. XX, 1891, p. 221.)

(3) Colgan, *Notes on the adaptability of certain littoral Mollusca.* (Irish Naturalist, July 1910, p. 131.)

(4) Pelseneer, *L'origine des animaux d'eau douce.* (Bull. Acad. Belg., année 1905, p. 716, 1906.)

Des formes « dessalées », replacées dans l'eau de mer, ne s'y adaptent plus ; des *Littorina* tropicales, confinées dans des eaux plus ou moins saumâtres, paraissent incapables de vivre dans l'eau salée pure (1) ; *Dreissensia polymorpha* du bassin saumâtre aralo-caspien, immigré depuis dans l'eau douce, ne supporte plus l'eau de mer. Ces espèces ont perdu leur euryhalinité.

7. Action sur la durée du développement : Il a été reconnu que dans divers Gastropodes marins le développement est ralenti ; ainsi chez *Nassa reticulata*, l'adjonction de $^1/_3$ d'eau douce retarde l'éclosion de trois jours, et de $^3/_5$ d'eau douce, de cinq jours ; pour les pontes de *Hermaea bifida*, leur éclosion a lieu deux jours plus tard par adjonction de $^1/_3$ d'eau douce, et trois jours plus tard dans le mélange où il y a $^1/_2$ d'eau douce (2).

b) Action de l'augmentation de salure : α. Pour les formes marines : 1. Action sur l'activité vitale : *Cardium edule* peut vivre dans des eaux très sursalées ; on le trouve dans les chotts avec les *Melania* et *Melanopsis*, et même dans des eaux dont l'excès de salure a tué ces Gastropodes (3) ; dans les marais salants, cette même espèce supporte des eaux avec 4.36 °/₀ de sels (4). *Scrobicularia piperata* et *Hydrobia ulvae (Paludestrina stagnalis)* — deux formes d'eau saumâtre — vivent dans l'eau sursalée jusqu'à 6.32 °/₀ de sels (5) ; *Littorina rudis*, dans ses variétés *tenebrosa* et *saxatilis*, habite des eaux dont la teneur en sels va respectivement jusqu'à 6.32 et 6 °/₀ (6) ; *Neritina virginea*

(1) Gibbons, *Journ. of Conch.*, vol. I, 1875, p. 339.

(2) Pelseneer, *loc. cit.*, 1906, p. 722.

(3) Tournouer, *Sur quelques coquilles marines recueillies par divers explorateurs dans la région des Chotts sahariens*. (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., session de Paris [1878], p. 6 du tirage à part.)

(4) Ferronnière, *Études biologiques sur les zones supralittorales de la Loire-Inférieure*. (Bull. Soc. Sci. nat. Ouest France, 1901, p. 320.)

(5) Ferronnière, *loc. cit.*, p. 320.

(6) *Ibid.*, p. 320. — Cette espèce pourrait même résister à une salinité de 8 °/₀. (Nordenskjöld, *Beiträge zur Kenntniss des Thierlebens in Wassersammlungen von wechselnden Salzgehalt*. [Ofvers. K. Vet. Akad. Förhandl., Stockholm, vol. LVII, 1900, p. 1124.])

vit dans des eaux sursalées dont la densité est de 1.038, soit riche de 4.965 °/₀ de sels [1].

Mais une eau sursalée à l'excès devient inhabitable et le Mollusque y meurt par ralentissement des pulsations cardiaques, le cœur s'arrêtant finalement en systole ; il en est ainsi par exemple pour *Tapes decussatus*, en peu d'heures, dès qu'il y a 4 °/₀ de sel en plus que dans l'eau de mer normale [2].

Une eau trop surchargée de sels tue aussi les larves des Mollusques marins qui survivent tant que la salure n'atteint pas les valeurs ci-après : les véligers de *Polycera ocellata*, *Eolis coronata* et *Nassa reticulata* sont tués par une adjonction de 3 °/₀ de sel, soit par une eau renfermant 6.4 °/₀ de sels; et la trochosphère de *Pholas candida* est tuée lorsque la salure atteint 5.4 °/₀ de sels [3].

2. Action sur la taille : Elle amène une réduction de celle-ci, par exemple chez *Neritina virginea* [4] et chez *Littorina rudis* [5], qui y prennent respectivement les formes « *minor* » et *saxatilis* (cette dernière étant une variété plus petite que le *rudis* typique). Parmi les *Cardium edule* des chotts, il y a également une forme *minor* [6].

La faune malacologique du lac Fusaro (près de Baïes) (à eaux très denses et sursalées) a aussi un caractère de « deperimento » [7].

---

(1) METCALF, Neritina virginea *variety minor*. (AMER. NATUR., vol. XXXVIII, 1904, p. 567.)

(2) PIÉRI, *Recherches physiologiques sur* Tapes decussatus *et quelques Tapidés*. Laval, 1895, pp. 78-81. — Tandis que *Mytilus edulis* supporte 5 °/₀ de sels. (NORDENSKJÖLD. *loc. cit.*, p. 1127.)

(3) PELSENEER, *Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines*. (BULL. ACAD BELG., année 1901, p. 286.)

(4) METCALF, *loc. cit.*, pp. 566 et 567.

(5) FERRONNIÈRE, *loc. cit.*, p. 349.

(6) TOURNOUER, *loc. cit.*, pl. VI, fig. 3 et 4.

(7) BELLINI, *Molluschi del Lago Fusaro e del Mare Morto nei Campi Flegrei*. (BOLL. SOC. NATUR. NAPOLI, t. XVI, 1902.)

3. Action sur la forme : Le *Littorina rudis* des eaux sursalées des marais salants (var. *saxatilis*, voir ci-dessus) se distingue non seulement par sa taille plus petite, mais par sa suture plus profonde; *Cardium edule*, avec la salinité croissante au-dessus de la normale, devient plus allongé : par exemple dans les bassins sursalés à l'est du lac d'Aral (1), dans les chotts algériens (2), et dans les eaux sursalées des marais salants (3).

Chez un embryon de Céphalopode *(Loligo vulgaris)* élevé dans l'eau de mer « concentrée », on a remarqué que les bras se sont développés en un bourrelet unique, résultant de leur coalescence (fig. 245, p. 350).

4. Action sur l'épaisseur des coquilles : Celle-ci est réduite notamment dans les *Cardium edule* d'eau sursalée des diverses provenances (4).

5. Action sur la couleur : Les *Cardium edule* des eaux sursalées voisines du lac d'Aral sont plus hauts en couleur que le type normal (5).

β. Action de l'augmentation de salure sur les formes d'eau douce : 1. Action sur l'activité vitale : Des Pulmonés d'eau douce ont pu s'adapter *progressivement* à de l'eau salée renfermant jusqu'à 4 °/₀ de sel; mais les Gastropodes branchiés y résistent beaucoup moins bien (*Paludina, Neritina*) (6); de

---

(1) Bateson, *On some Variations of* Cardium edule *apparently Correlated to the Conditions of Life*. (Phil. Trans. Roy. Soc. London, vol. CLXXX, B, 1889, p. 316.)

(2) Tournouer, *loc. cit.*, pl. VI, fig. 5, 6 et 7 (formes allongées).

(3) Ferronnière, *loc. cit.*, p. 349 (forme « *quadrata* »).

(4) Tournouer, *loc. cit.*, pl. VI, fig. 5 à 8 (variété « fragile »). — Bateson, *loc. cit.*, p. 316 (« having the character of thinness ») : également pour la forme du lac sursalé d'Abukir (Égypte). — Ferronnière, *loc. cit.*, p. 349 (var. *quadrata*, forme amincie).

(5) Bateson, *loc. cit.*, p. 316.

(6) Beudant, *Mémoire sur la possibilité de faire vivre des Mollusques fluviatiles dans les eaux salées et des Mollusques marins dans l'eau douce.* (Loc. cit., 1816.) — Guppy, fide Smith, *Proc. Zool. Soc. London*, 1886, p. 588 (*Neritina*).

même *Bythinia leachi* et *Valvata piscinalis* meurent dans l'eau additionnée de 0.5 °/₀ de sel, tandis que leurs pontes et celles de *B. tentaculata* s'y développent et le font même dans l'eau avec 1.5 °/₀; par contre, ces dernières n'évoluent plus dans l'eau à 2.5 °/₀ du sel, si on les y place directement, mais bien si elles y arrivent progressivement, après avoir passé d'abord par une solution à 1.5 °/₀ (observations personnelles). *Limnaea peregra (« limosa »)* s'acclimate progressivement à 5 grammes de sel marin par litre, et y pond des œufs qui s'y développent normalement (1). Dans l'étang d'Ossegor, *brusquement* envahi par l'eau de mer, les *Physa* et *Limnaea* disparurent au bout d'un mois (2). *Anodonta cygnaea* s'adapte bien à l'eau de mer (3).

2. Action sur les poids : *Limnaea stagnalis*, placé dans une solution hypertonique de chlorure de sodium, perd d'abord de l'eau, par osmose; puis ultérieurement augmente sa teneur en eau et en sel, par absorption (4).

3. Action sur la forme : *Limnaea peregra (« limosa »)* et *Physa acuta* dans le lac d'Ossegor devenu salé, ont présenté fréquemment une variation consistant dans l'expansion du bord de l'ouverture (5); *Limnaea peregra* et *L. stagnalis* des bassins salés voisins du lac d'Aral offrent aussi ce genre de variation (6). En outre, toutes ces espèces avaient souvent les tours plissés et bossus et la columelle tordue; et les *Physa* des sources salées

---

(1) RAJAT, *L'action du chlorure de sodium sur les Mollusques aquatiques.* (COMPTES RENDUS SOC. BIOL. PARIS, 69e année, 1917, p. 172 [dans une eau chargée de plus de 5 grammes par litre, les adultes meurent au bout de huit jours].)

(2) DE FOLIN, *Faune lacustre de l'ancien lac d'Ossegor.* (BULL. SOC. BORDA [DAX], 1879.)

(3) PHILIPPSON, HANNEVAR et THIEREN, *Sur l'adaptation d'*Anodonta cygnea *à l'eau de mer.* (ARCH. INTERN. PHYSIOL., t. IX, 1911, p. 460.)

(4) ENRIQUES, *Ricerche osmotiche sulla* Limnaea stagnalis. (ATTI ACCAD. LINCEI, 5e série, t. XI, 1902, p. 448.)

(5) DE FOLIN, *Faune lacustre de l'ancien lac d'Ossegor.* (BULL. SOC. BORDA [DAX], 1879, p. 44, pl. I et II.)

(6) COOKE, *Molluscs,* p. 85, fig. 33, A, B, et fig. 34, C.

de Californie montraient de semblables déformations ([1]). Par l'action de l'eau saumâtre, les *Bythinia* et les *Limnaea* ont parfois le sommet tronqué ([2]).

4. Action sur la taille : Les *Limnaea* et *Physa* du lac d'Ossegor étaient de petite taille ([3]) ; l'action nanisante de l'eau saumâtre a aussi été signalée sur les *Physa* nord-américains ([4]).

5. Action sur la rapidité du développement : Celui-ci est ralenti, par exemple chez *Physa fontinalis*, où il dure une quinzaine de jours de plus que dans l'eau douce ([5]) ; pour *Physa heterostropha* et *Amnicola limosa*, ce même ralentissement a été constaté, au moins à l'origine, même dans les solutions les plus faibles ([6]).

c) Action de l'augmentation exagérée ou de la diminution exagérée de la salure : La réduction de la taille a été amenée chez *Nassa obsoleta* (p. 566) et diverses formes baltiques (p. 565) par la diminution de salure, et chez *Limnaea peregra*, *Physa acuta*, etc., par l'augmentation (p. 572) ; chez *Cardium edule* (forme « *minor* » des chotts), *Neritina virginea* et *Littorina rudis*, par augmentation ou par diminution (pp. 566 et 568). L'allongement de la forme se produit chez *Cardium edule* tant par excès de salure que par diminution de la salure normale (pp. 564 et 570). L'épaisseur de la coquille se réduit par augmentation de salinité chez *Cardium edule* (p. 570), par diminution de

---

([1]) Stearns, *The fossil freshwater shells of the Colorado Desert, their distribution, environment and variation.* (Proc. U. S. nat. Mus., vol. XXIV, 1901, p. 295.)

([2]) Cooper, *Note on decollated shells.* (Journ. of Conch., vol. XIII, 1910, p. 14.)

([3]) De Folin, *loc. cit.*, pp. 43-45.

([4]) Call, fide Stearns, *The fossil freshwater shells of the Colorado Desert, their distribution, environment and variation.* (Loc. cit., 1901, p. 293.)

([5]) Wierzejsky, *Embryologie von* Physa fontinalis *L.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXXXIII, 1905, p. 515.)

([6]) Kofoid, *On the early Development of* Limax. (Bull. Mus. Compar. Zool., vol. XXVII, 1895, p. 105.)

cette salinité pour *Nassa obsoleta, Littorina* tropicaux et formes baltiques (p. 565). Enfin le développement se ralentit par la diminution de la salinité (*Nassa reticulata*, p. 568), aussi bien que par son augmentation (*Physa fontinalis*, etc., p. 572).

B. Variation de la concentration en calcaire : *a*) Action de l'abondance de calcaire : La composition chimique de l'eau fait varier l'épaisseur de la coquille des Unionidae (1) ; pour *Anodonta cygnaea*, la pléthore de substance calcaire détermine la forme épaisse « *incrassata* », et les Pulmonés d'eau douce, dans les lacs alpins à eaux riches en calcaire ont la coquille plus solide et épaisse, par exemple chez *Limnaea stagnalis* et *L. auricularia* (2). Toutefois, dans une eau avec excès de calcaire (et absence d'acide humique), les Unionidae ont aussi une coquille plus mince (3).

b) Action du défaut de calcaire sur la régénération et la crois sance de la coquille : Dans une eau sans calcaire, la coquille n'est régénérée que sous la forme exclusive d'une membrane organique molle, par exemple dans *Anodonta ponderosa* (4) ; un exemple observé dans les conditions naturelles a montré le même phénomène pour la coquille entière : dans un étang situé sur des roches granitiques (gneiss), et dont les eaux étaient dépourvues de calcaire, les *Unio complanatus* présentaient des coquilles « cornées » et flexibles, se coupant aux ciseaux, mais dont, par contre, l'épiderme était deux fois plus épais que

---

(1) Picard, *Mémoire sur les déviations dans le genre* Unio. (Loc. cit., 1840.)

(2) Clessin, *Ueber Missbildungen der Mollusken und ihrer Gehäuse.* (22 Jahresber nat. hist. Ver. Augsburg, 1873, p. 73, et *Ueber den Einfluss der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken.* (Jahresh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg, 1897, p. 80) — Stearns (*loc. cit.*, p. 294) dit aussi que les *Physa* ont la coquille plus solide dans les eaux riches en matière « minérale ».

(3) March, *Journ. of Conch.*, vol. XIII, 1911, p. 218.

(4) Moynier de Villepoix, *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques.* (Journ. de l'Anat. et Physiol., t. XXVIII, 1893, p. 122.)

normalement ([1]) ; chez *Limnaea stagnalis*, l'optimum de régénération s'observe à la teneur de $^1/_{300}$ de calcaire; elle est beaucoup moins rapide au-dessus et au-dessous de cette proportion ([2]).

Dans une eau sans calcaire, ne renfermant que des plantes écloses dans cette eau (*Hydrocharis* et *Lemna*), des pontes fraîches de *Limnaea stagnalis* ont été placées; elles s'y sont développées et ont éclos, en donnant des jeunes à coquilles minces, membraneuses, presque incolores, allongées, dont beaucoup d'individus ont gardé, jusqu'à leur mort, la respiration aquatique, sans avoir d'air dans la cavité palléale ([3]). De jeunes Lamellibranches en croissance (non déterminés), placés dans une eau sans calcaire, ont montré leur coquille devenant d'abord fragile, puis tout à fait membraneuse, par suite de la résorption de la substance calcaire précédemment formée ([4]). On verra plus loin l'effet comparable d'un sol sans calcaire sur les Pulmonés terrestres.

L'érosion au sommet des coquilles, produisant leur « décollation », est en rapport avec la composition des eaux et du fond. Dans une eau où il y a moins de 4 grammes de calcaire par 4.5 litres (gallon), se produit l'érosion des coquilles ([5]) ; *Bythinia tentaculata* est le plus facilement érodé dans les eaux où le

---

([1]) Rich. *An aberrant ecological form of* Unio complanatus *Dillwyn*. (Science [N. Y.], new. serie, vol. XLII, 1915, pp. 579 et 580.)

([2]) Desroche, *Régénération de la coquille chez les Gastéropodes aquatiques*. Paris, 1907, p. 7.

([3]) Observations personnelles. — Dans une eau semblable, des pontes de *Limnaea auricularia* ne parvinrent pas à éclore (Moynier de Villepoix, *loc. cit.*, 1893, p. 111); on sait que cette espèce est moins tolérante que les autres *Limnaea*, à la chaleur, la salure, etc.

([4]) Maas, *Ueber die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwammen und anderen Kalkauscheidenden Organismen*. (Proc. 7th intern. Zool. Congr. [Boston, 1907], p. 507, 1912.)

([5]) Shrubsole, *On the erosion of certain freshwater shells*. (Journ. of Conch., vol. V, 1886, p. 66.)

calcaire fait défaut (1) ; mais ce fait a été signalé pour les coquilles aquatiques en général (2).

Quant à l'action du sulfate de calcium, il a été reconnu que chez *Ostrea* il rend les vieux individus plus débiles que les jeunes (3).

C. Action d'autres sels : *a*) Les coquilles sont également érodées dans les cours d'eau où l'on déverse les rejets alcalins d'usine chimique (4).

b) Sels de potassium (voir aussi plus loin : Action de poisons chimiques) : Dans une solution de chlorure potassique, les œufs de *Mactra* se développent parthénogénétiquement (5).

c) Sels de lithium : Par leur influence, les ébauches des otocystes des Céphalopodes, au lieu de s'invaginer en dedans, paraissent se dévaginer extérieurement (6).

d) Eau ferrugineuse : Il a été constaté que les coquilles des Gastropodes fluviatiles y prennent une couleur rouge ou brun-rouge très nette (7) ; *Paludinella viridis*, dans la source ferrugineuse d'Audinac (Ariège), acquiert une coquille de couleur rouge (*P*. « *rubiginosa* », Boubée). Les Lamellibranches sont éga-

---

(1) Clessin, *Ueber den Einfluss kalkarmen Bodem auf die Gehäusenschnecken*. (Korrespondenzbl. Zool. Miner. Ver. Regensburg. Bd XXV, 1871, p. 125.)

(2) Strobel, *Saggio sui rapporti existenti fra la natura del suole e la distribuzione dei Molluschi terrestri e d'acqua dolce*. (Atti Soc ital. Sci , t. XIX, 1876, p. 24.)

(3) Oku, Ito et Fujita, *The action of calcium sulphate in living Oysters*. (Journ. Fisher. Bur. Tokyo, vol. X, 1901.)

(4) Lewis, *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, vol. VI, p. 149.

(5) Kostanecki, *Experimentelle Studien an den Eiern von Mactra*. (Bull. intern. Acad. Cracovie, 1911, p. 157.)

(6) Schimkevitsch, *Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. I. Cephalopoden*. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXVII, 1900, p. 505.)

(7) Chaillou, *Influence du milieu sur la coloration artificielle d'une coquille fluviatile*. (Bull Soc. Sci. nat. Ouest France, t. V, 1895, p. 98.) — Germain, *Étude sur les Mollusques terrestres et fluviatiles vivants des environs d'Angers et du département de Maine-et-Loire*, même recueil, 2e série, t. III, 1903.) — Le même résultat est atteint par le mélange d'oxyde ferrique à la nourriture. (Megusar, *Ueber der Einfluss äusserer Faktoren und über Vererbung bei Krustazeen, Insekten, Mollusken und Amphibien*. [Verh. Ges. deutsch. Naturf., Leipzig, Bd LXXXV, 1914, p. 719 : *imnaea stagnalis* et *Physa fontinalis*.])

lement affectés par l'eau ferrugineuse, par exemple *Unio pictorum* dont la nacre prend une teinte saumon tout à fait spéciale (1).

D. Variation dans l'afflux d'oxygène et dans l'aération : La diminution de la quantité d'oxygène entraîne la diminution de la taille chez les Pulmonés d'eau douce (*Limnaea*, p. 562; les produits nocifs solubles des excreta y contribuent aussi). La diminution du taux d'oxygène détermine un géotropisme négatif chez *Littorina littorea* (p. 547). Dans une eau pauvre en oxygène, les battements des valves d'*Anodonta cygnea* sont plus fréquents (2). Par contre, le séjour dans une eau peu aérée fait en général baisser le nombre des mouvements respiratoires chez *Octopus vulgaris* (3); et le degré d'oxygénation du liquide circulatoire fait aussi varier le nombre des contractions ventriculaires (4). La tension de l'oxygène dans l'air atmosphérique en augmente la consommation chez des Pulmonés tels que *Limax*; sa tension dans l'eau ne fait pas varier cette consommation dans des formes aquatiques comme *Aplysia* et *Eledone* (5).

L'augmentation d'oxygène, lorsqu'elle n'est pas très prolongée, diminue le dépôt de pigment dans le tissu nerveux de *Limnaea stagnalis*, *Helix lucorum* et *Paludina vivipara* (6). L'oxygène repousse les spermatozoïdes eupyrènes et stimule les apyrènes (*Strombus bituberculatus*) (7).

---

(1) Quilter, *Land and Freshwater Mollusca of Leicestershire.* (Trans. Leicester Litt. and Phil. Soc., 1888 [à Grobby Pool, Leicestershire].)

(2) Pawlow, *Wie die Muschel ihre Schaale öffnet.* (Arch. ges. Physiol., Bd XXXVII, 1885, p. 9.)

(3) Frédéricq, *Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe.* (Bull. Acad. Belg., 2e série, t. XLVI, 1878, p. 43 du tirage à part.)

(4) Fuchs, *Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden.* (Arch. ges. Physiol., Bd LX, 1895.)

(5) Henze, *Ueber den Einfluss des Sauerstoffsdrucks auf den Gaswechsel einiger Meerestiere.* (Biochem. Zeitschr., Bd XXVI, 1910.)

(6) Moglia, *Sul significato funzionale del pigmento nei gangli nervosi dei Molluschi Gasteropodi.* (Arch. Zool., vol. IV, 1910 [l'anhydride carbonique produit l'effet contraire].) — Enriques e Zweibaum, *Sul pigmento nel sistema nervose degli Invertebrati e su le suo modificazioni sperimentali.* (Bios, t. I, 1913.)

(7) Reinke, *Report upon the Behavior of the Dimorphic Spermatoza of* Strombus. (Yearbook Carnegie Instit., 1914, p. 210.)

2° Composition chimique du sol ou du fond. — Sur des sols pauvres en calcaire, les Mollusques ne prospèrent pas. Les Gastropodes qui y vivent ne possèdent alors qu'une coquille très mince, « cornée » et plus ou moins transparente ; par exemple, dans ces conditions, *Helix pisana* sécrète une coquille tellement mince qu'il est difficile de la tenir en main sans la casser ([1]) ; celle de *H. arbustorum* l'est aussi, au point qu'on pourrait la comparer à un *Vitrina* ([2]), et le pour-cent de calcaire dans cette coquille est de 94.74 °/₀ sur les terrains calcaires et de 93.01 °/₀ sur le terrain granitique ([3]) ; chez *Helix striata* des régions siliceuses le test est mince, tandis qu'il est épais dans les régions calcaires ([4]) ; de même *H. nemoralis* sécrète une coquille épaisse et forte sur un terrain riche en calcaire : dans une carrière de craie à Binnington (Scarborough), elle atteint près de cinq fois son poids normal (forme « *ponderosa* ») ([5]) ; tandis que sur le schiste éruptif près du sommet de Macgillycuddy Reeks (Kerry), la coquille en est tellement mince que les plus fragiles s'écrasent et que l'une d'elles, demeurée intacte, ne pesait guère qu'un quart du poids normal ([6]) ; vers la limite des régions granitiques, la coquille de *H. cingulata* est mince ([7]) ; au sommet du Ben Lawers

---

([1]) Moquin-Tandon, *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, t. I, p. 337, et t. II, p. 262.

([2]) *Ibid.*, t. I, p. 56 (var. *baylei*).

([3]) Doering, *Chemische Zusammensetzung der Pulmonatenschaale*. Goettingen, 1872.

([4]) Coutagne, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce*. (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., session de 1882 [La Rochelle], p. 553, 1883) ; et *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (Loc. cit., p. 53.)

([5]) Taylor ; voir pour d'autres cas de la même espèce : Welch, *Abnormalities in the Shell of* Helix nemoralis. (Irish Naturalist, vol. IX, 1900, p. 166.)

([6]) Hardy, fide Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 77.

([7]) Strobel, *Essai d'une distribution orographico-géographique des Mollusques terrestres dans la Lombardie*. (Mem. Accad. Sci. Torino, 1857, p. 41.)

(Perthshire, Écosse, environ 1,214 mètres, roche éruptive), *Vitrina pellucida* a la coquille tellement mince qu'elle ne résiste pas à la manipulation (1). A Guernesey, où il n'y a pas de terrain calcaire, la coquille de *H. aspersa* est mince au point de peser huit fois moins que son poids moyen d'ailleurs (2). Même sur les terrains gypseux, *H. pomatia* n'atteint pas l'ampleur normale de sa coquille (3).

Le défaut de calcaire dans le sol déterminerait même des modifications de la forme de la coquille; chez les *Clausilia*, elle diminuerait de longueur, et dans *Helix lapicida*, elle serait arrondie (au lieu d'être carénée) à la périphérie (4). Enfin, la rareté du calcaire entraîne la diminution du nombre ou la disparition des dents de la coquille de *Pupa (Pupilla) muscorum* et des autres espèces de *Pupa* et *Vertigo* (5).

Il a été constaté expérimentalement que de jeunes *Helix aspersa*, nouvellement éclos, nourris pendant quatre mois et demi de végétaux poussés dans un sol sans calcaire, portaient une coquille molle, incolore, transparente et de taille plus petite que celle des individus normaux conservés comme témoins, 8 millimètres au lieu de 11^{mm}3, soit guère plus des trois quarts (6).

Il est néanmoins certaines formes qui se complaisent mieux que d'autres sur les massifs rocheux, généralement non calcaires, et parmi elles on trouve justement des genres à

---

(1) Laidlaw, *Shells of High Altitudes in Scotland.* (Journ. of Conch., vol. XII, 1908, p. 192.)

(2) Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 77.

(3) Locard, *L'influence des milieux sur le développement des Mollusques.* (Loc. cit., p. 95.)

(4) Clessin, *Ueber den Einfluss kalkarmen Bodens auf die Gehäusenschnecken.* (Korrespondenzbl. Zool. Mineral. Ver. Regensburg, Bd XXV, 1871.)

(5) Clessin, *Ueber den Einfluss der Umgebung auf die Gehäuse der Mollusken.* (Jahresh. Ver. f. Vaterl. Naturk. Württemberg, 1897, p. 77.)

(6) Moynier de Villepoix, *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques.* (Loc. cit., p. 129.)

coquilles peu épaisses : *Daudebardia, Vitrina, Hyalinia, Zospeum*, etc., et parmi les espèces aquatiques : *Bythinella, Lartetia* (1).

Les Mollusques qui vivent sur les terrains peu riches en calcaire et dont la coquille est par ce fait plus mince, la renforcent souvent par des plissements ou par des poils (2).

Certaines espèces aquatiques se montrent différentes suivant la nature calcaire ou boueuse siliceuse du fond; ainsi *Limnaea stagnalis* présente sa variété *elophila* toujours dans le premier cas, et la variété *turgida* toujours dans le second (3).

10. — Facteurs biologiques.

1° On a attribué à des bactéries ou même à des spores d'Algues l'érosion qui se produit dans les parties les plus anciennes (sommet) des coquilles aquatiques (4); l'expérience montre que c'est bien plutôt une action chimique qui en est cause et notamment l'influence dissolvante de l'anhydride carbonique (5).

Les coquilles d'un grand nombre de Mollusques (Gastropodes et Lamellibranches) sont parcourues par de fins canaux ramifiés qui ont parfois été considérés comme des conformations normales, bien qu'ils ne se rencontrent pas régulièrement dans tous les individus (6). Ces canaux sont dus à des végétaux inférieurs perforant le calcaire (Cryptogames des groupes des Algues,

---

(1) Holdhaus, *Ueber die Abhängigkeit der Fauna vom Gestein.* (Verh. VIII intern. Zool.-Kongr., 1912, pp. 729 et 737.)

(2) Coutagne, *De la variabilité de l'espèce chez les Mollusques terrestres et d'eau douce.* (Loc. cit., p. 547.)

(3) Locard, *Étude sur les variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile de la partie centrale du bassin du Rhône.* (Ann. Soc. Agric. Lyon, 5e série, t. III, 1881, p. 652.)

(4) Noll, *Zool. Garten*, Bd XXIII (*Micrococcus conchivorus*).

(5) Moynier de Villepoix, *loc. cit.*, p. 111.

(6) Il n'y a guère que des *Cyclas* (*C. lacustris*, par exemple), où des canaux normaux se rencontrent, correspondant à des prolongements épithéliaux très fins du manteau.

Champignons, etc.) (1). Des Champignons parasites de ce genre détruisent parfois par leurs filaments mycéliens, les yeux les plus âgés (axiaux) de divers Chitons (*Acanthopleura echinata, Enoplochiton spiniger*) (2); ils pénètrent, dans ce cas, à l'intérieur de canaux préexistants renfermant ces organes sensoriels.

On a rapporté à l'existence d'une couche continue de *Lemna* à la surface des mares, la production des monstruosités scalariformes chez *Planorbis marginatus*, les individus déroulés pouvant plus facilement percer cette couche pour venir respirer à l'air libre (3). Mais cette « monstruosité » se produit un peu partout et en bien des endroits où les *Lemna* font tout à fait défaut; aussi a-t-on expliqué son apparition par maints autres facteurs, tels que la chaleur (p. 521), la dessiccation des mares, la présence des Vorticelles, etc. Il semble que cette variation, d'ailleurs très variable elle-même, peut avoir des causes diverses, toutes déterminant un état d'inconfort, y compris la présence, en quantité, de poussières de houille.

D'autre part, l'abondance de plantes aquatiques sur le fond a été signalée comme une cause d'allongement de la spire chez les Gastropodes aquatiques, tant dans l'eau douce (4) que dans la mer (5).

On a vu aussi, à propos de l'action de l'alimentation,

---

(1) Wedl, *Ueber die Bedeutung der in den Schalen von manchen Acephalen und Gasteropoden vorkommenden Canäle.* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien [Math.-Naturw. Cl.], Bd XXXIII, 1858.) — Bornet et Flahaut, *Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des Mollusques.* (Actes Congrès Botan. Paris, 1889.) — De Lagerheim, Trichophilus neniae *Lagerh.* n. sp., *eine neue epizootische Alge.* (Ber. Botan. Gesellsch., Bd X, 1892, p. 5 [dans la coquille de *Clausilia*])

(2) Plate *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen.* (Zool. Jahrb., Suppl. IV, 1 Heft, [1897], p. 199, et Suppl. IV, Bd II, 1 Heft, [1899], p. 502.)

(3) Van den Broeck, *Quelques mots sur les* Planorbis complanatus *scalaires de Magnée.* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. VI, 1871, p. lxi.)

(4) Germain, *Études sur les Mollusques terrestres et fluviatiles vivants des environs d'Angers et du département de Maine-et-Loire.* (Bull. Soc. Sci. nat. Ouest France [Nantes], 2e série, t. III, 1903, p. 12.)

(5) Pallary, *Additions à la faune malacologique du golfe de Gabès.* (Journ. de Conch., t. LIV, 1906, p. 116.)

l'influence d'Algues sur la couleur de certains Lamellibranches *(Ostrea)*, verdis par une Diatomée, ou brunis par des spores d'Algues (p. 486).

2° Si l'on passe aux organismes animaux, on rencontre d'abord l'action tératogène très manifeste d'Infusoires sur les embryons de *Littorina rudis*; dans cette espèce vivipare vit, en très grande abondance, *Protophrya ovicola*, infusoire parasite; celui-ci, par ses mouvements rapides, continus et désordonnés, secoue sans interruption les œufs en incubation; et la multitude des embryons monstrueusement déformés qui en résultent est remarquable (exemples : fig. 265, p. 400); parmi ces embryons à enroulement irrégulier, il en est qui survivent quelque temps après l'éclosion et deviennent ces jeunes formes plus ou moins déroulées (exemple : fig. 266) dont l'origine a été attribuée à des Algues, faute de connaître l'existence du parasite dans l'oviducte maternel ([1]).

3° Des Hydres ont été indiquées comme causant une malformation de la coquille chez des Limnées sur lesquelles elles étaient fixées; dans une petite mare près de Genève, les neuf dixièmes des *Limnaea peregra* présentaient une déformation de la columelle coïncidant avec l'abondance des *Hydra viridis*; l'an d'après, le polype étant rare, les coquilles étaient normales ([2]). A la même cause biologique, fixation d'*Hydra* sur le bord de l'ouverture coquillière, serait due l'existence chez *Limnaea auricularia*, de deux ou plusieurs saillies sur cette lèvre extérieure, entre lesquelles se trouve une ligne de moindre croissance ([3]).

([1]) SYKES, *Monstrosities of* Littorina rudis. (PROC. DORSETSH. NAT. HIST. CLUB, 1892, pp. 7 et 8 [la forme représentée par la figure 3 du travail cité était déjà scalariforme dès le sommet, par conséquent, avant l'éclosion : elle n'a donc pu être déformée par une Algue].)

([2]) BROT, *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t XII, 1877, p. XLIII (figures dans TAYLOR, *A Monograph, etc.*, t. I, p. 107, fig. 229 à 231).

([3]) SYKES, *Note on* Limnaea auricularia. (JOURN. OF MALACOL. London, vol. III, 1894, pp. 34-36.)

4° Les hydraires *Plumularia* et *Lytocarpus*, sur lesquels se fixe *Avicula (Pteria) zebra*, y déterminent des variations dans l'ornementation colorée de la coquille. Les lignes colorées sombres, auxquelles cette espèce doit son nom, sont en rapport avec la grosseur du polypier qui sert de support ; elles sont étroites et minces lorsque ce dernier est *Lytocarpus*, larges et amples si c'est *Plumularia*, c'est-à-dire qu'elles correspondent au diamètre des ramifications de l'Hydroïde. Au contraire, la coquille larvaire du Lamellibranche est incolore dans les deux cas (1).

5° Les *Pedicularia* et les *Ovula* [*O. (Simnia) uniplicata*] varient de couleur, du jaune au rouge, suivant la couleur de l'Anthozoaire sur lequel ils sont fixés (2).

6° De nombreuses coquilles de Mollusques (surtout de Lamellibranches) sont creusées de canaux par des Éponges perforantes du genre *Cliona*.

7° Dans le groupe des Vers plats, de multiples Trématodes sont parasites de Mollusques à l'état de sporocystes donnant des Cercaires : sous cette forme, et par leur abondance, ils arrivent à occuper tout l'espace des glandes génitales et à produire ainsi la castration parasitaire ; celle-ci peut même se manifester extérieurement par l'atrophie du pénis, par exemple chez *Paludina vivipara*, sous l'influence des Cercaires de *Distomum militare* (3), chez *Littorina rudis*, par l'action de *Cercaria emasculans* (4)

(1) Odhner, *Results of Dr E. Mjöbergs Swedish Scientific Expeditions to Australia 1910-1913*. XVII. *Mollusca*. (Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., Bd LII, n° 16. 1917, p. 16, pl. I, fig. 6 et 7.)

(2) Osborn, *Mimicry among Marine Mollusca*. (Science, vol. VI. 1886, p. 9.) — Von Maltzan, Ovula acicularis *Lam. an* Gorgonia flabellum *L. lebend*. (Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Fr. Berlin, 1888, p. 53.) — Cooke, *Molluscs*, p. 70.

(3) Giard, *Bull. Sci. France et Belgique*, t. XIX, 1888, p. 310 (*Cercaria echinifera*).

(4) Pelseneer, *Trématodes parasites de Mollusques marins* (Bull. Sci. France et Belgique, t. XL, 1906, pp. 166 et 182.)

(voir fig. 273); *Trochus cinerarius, Natica alderi, Limnaea stagnalis* (1), *Paludestrina stagnalis* (2), *Helix aspersa* (3) et de nombreux Lamellibranches sont souvent châtrés par d'autres Cercaires.

Dans certains Lamellibranches, la couleur intérieure des valves paraît liée à la présence de Trématodes parasites adultes; ainsi,

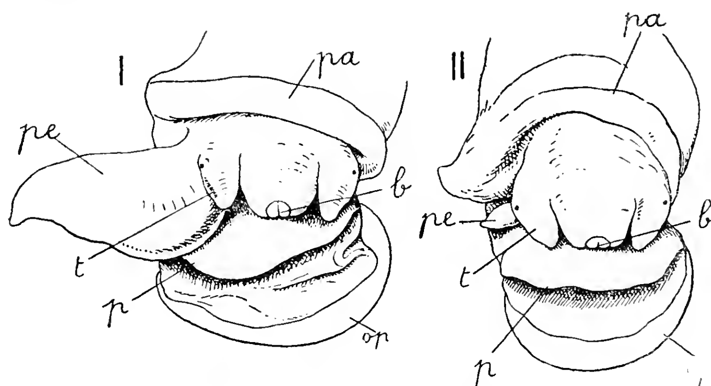


FIG. 273. — *Littorina rudis*, deux mâles du même âge : I, normal, et II, châtré par *Cercaria emasculans* et à pénis atrophié conséquemment; vue antérieure. *b*, bouche; *op*, opercule; *p*, pied; *pa*, manteau; *pé*, pénis; *t*, tentacule. — D'après Pelseneer (1906).

chez *Anodonta plana*, de nombreux individus présentaient une coquille rouge intérieurement; dans tous il y avait des Distomides adultes sur la paroi intérieure du manteau (4).

Enfin divers Trématodes et Cestodes, pénétrant entre le manteau et la coquille de certains Lamellibranches, à l'état de larves, y déterminent la production de perles (margarose) ou plus simplement celle de protubérances coquillières, nacrées ou non; un

---

(1) SEMPER, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*, Bd I, p. 259.

(2) BOYCOTT, *Notes on the Anatomy and Reproduction of* Paludestrina stagnalis (JOURN. OF CONCH., vol. XVI, 1920, p. 97.)

(3) GARNAULT, *La castration parasitaire chez* Helix aspersa. (BULL. SCI. FRANCE ET BELGIQUE, 2e série, t. III, 1889, p. 137.)

(4) OSBORN, *Observations on the parasitism of* Anodonta plana *Lea by a distomid Trematode at Chautauqua, New York.* (ZOOL. BULL., vol. I, 1898.)

Trématode (Distome) chez *Unio margaritifer* [1], un Trématode (*Brachycaelium*) chez *Mytilus edulis* [2], un Cestode chez *Meleagrina margaritifera* [3].

8° Comme les Végétaux et les Éponges ci-dessus, il est des Annélides qui creusent les coquilles de nombreux Mollusques; *Polydora ciliata* perfore la coquille de *Purpura lapillus* [4], de *Trochus obliquatus*, etc., surtout dans la région de la columelle; *Polydora sanguinea* perfore les coquilles d'*Ostrea* [5].

Des Annélides tubicoles (*Serpula*, etc.) et des Bryozoaires, en se fixant sur des coquilles de Lamellibranches (*Pecten*, etc.), en altèrent souvent la forme [6], en y déterminant par exemple une entaille.

9° Parmi les Arthropodes, des *Balanus* fixés sur des Gastropodes (par exemple *Trochus obliquatus* : observation personnelle) y empêchent la continuité des tours et y provoquent un commencement de scalariformité. Le Copépode *Splanchnotrophus*, parasite de Nudibranches, peut y causer la division du tube digestif en plusieurs tronçons distincts, chez *Eolis coronata* (p. 179).

Les larves d'un Diptère (*Chironomus*) s'établissant entre le bord du manteau et la coquille, chez *Physa fontinalis*, y produisent la réduction du nombre des digitations palléales et même la furcation postérieure du pied (p. 115 et fig. 24).

---

(1) De Filippi (1856), Dubois (1909).

(2) Garner (1871), Dubois (1901), Jameson (1902), Giard (1903), Herdman and Hornell (1903).

(3) Kelaard (1857), Diguet (1899), Herdman and Hornell (1903), Giard (1903), Seurat (1906).

(4) Giard, *Deux ennemis de l'Ostréiculture.* (Bull. Sci. Départ. Nord, t. XIII, 1881, p. 72.)

(5) *Ibid.*, p. 72.

(6) Davenport, *Quantitative Studies in the Evolution of* Pecten. III. *Comparison of* Pecten opercularis *from three localities of the British Isles.* (Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., vol. XXXIX, 1903, p. 137.)

10° Enfin des Mollusques eux-mêmes peuvent être cause de modifications chez d'autres animaux de leur propre groupe :

a) Chez des formes fixées : La valve libre des *Anomia* fixés sur des *Pecten* reproduit l'ornementation de ceux-ci [1]; le même phénomène s'observe dans un grand nombre d'autres Mollusques fixés, tant vivants que fossiles : *Placunopsis juriensis* et *Ostrea sp.* (secondaires) montrent sur leur valve supérieure l'ornementation respective de *Goniomya scripta* et de *Ammonites harveyi* [2]; *Plicatula marginata* (tertiaire), dont la valve libre reproduit exactement les détails du substratum, même la striation d'un Bryozoaire sur lequel la valve inférieure est attachée [3]; *Placunanomia* offre ainsi l'ornementation de *Saxidomus* [4]; *Myochama*, celle d'autres Lamellibranches sur lesquels il s'attache (*Trigonia, Crassatella,* etc.); *Chama, Spondylus, Ostrea,* etc., font de même; *Hinnites giganteus* a également reproduit ainsi un *Serpula* [5]; et des Gastropodes sédentaires, dont le bord de la coquille s'applique étroitement sur des Lamellibranches, reproduisent également l'ornementation de ceux-ci sur leur propre coquille : *Capulus, Crepidula fornicata* [6], et leur forme dépend entièrement alors de celle de leur support de n'importe quel groupe zoologique; et il en est, à ce point de vue, des Capulidae fossiles (*Platyceras,* où les plis longitudinaux sont dus surtout aux caractères de la surface

---

(1) Labbé, *La Thigmomorphose et la variation lente dans le genre* Anomia. (Bull. Soc. Sci. Ouest France [Nantes], 3e série, t. II, 1913, p. xliv.)

(2) Judd, *On the anomalous mode of growth of certain Fossil Oysters.* (Geol. Magas., 1871, pl. IX.)

(3) Jackson, *Phylogeny of the Pelecypoda ; the Aviculidae and their Allies.* (Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. IV, 1890, p. 352.)

(4) Griffin, *Adaptation of the shell of* Placunanomia *to that of* Saxidomus. (Trans. New-York Acad. Sci., vol. XVI, 1898, p. 77.)

(5) Gray, *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1833, p. 774.

(6) Graff, *Adaptation of the Shell of* Crepidula fornicata *to the Shell of* Pecten jacobaeus. (Trans. New-York Acad. Sci., vol. XV, 1897, p. 67.)

d'attache : Crinoïde) ([1]) comme des actuels ([2]). Des *Ostrea edulis* se fixent quelquefois dans l'intérieur de coquilles de *Cardium*, ce qui réduit le bâillement de leur propre coquille à quelques millimètres et modifie le manteau au point de les faire paraître des espèces très différentes ([3]).

La variation peut même ne pas se borner à la forme, mais aller jusqu'à la *couleur*; exemples pris parmi les Lamellibranches : des individus de *Ostrea edulis*, fixés sur des *Mytilus* « *galloprovincialis* », en prennent non seulement la forme, mais la couleur, et pour leurs deux valves ([4]) ; deux *Anomia patelliformis* étaient fixés sur deux *Pecten opercularis* de couleur différente, l'un très sombre, l'autre très clair; les deux *Anomia* avaient pris des couleurs différentes, ressemblant étroitement à celle de la coquille sur laquelle chacune était attachée ([5]) ; exemples choisis parmi les Gastropodes : *Acmaea pelta*, fixé sur *Mytilus edulis*, change de forme et de couleur et devient le type connu sous le nom de « *Nacella peltoides* » Dall ([6]) : *Crepidula convexa*, attaché sur *Ilyanassa* et sur *Littorina*, présente une coquille à pigmentation foncée, tandis que, fixé sur *Ostrea*, il offre une couleur plus pâle ([7]).

Enfin la taille elle-même peut dépendre de celle du substra-

([1]) Keyes, *On the Attachment of* Platyceras *to Palaeocrinoïds and its effects in modifying the forms of the shell.* (Proc. Amer. Phil. Soc., vol. XXV, 1888, p. 240.)

([2]) Conklin, *Environmental and sexual dimorphism in* Crepidula. (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1898, p. 435.)

([3]) Lennier, *Sur une anomalie très fréquente observée à Dives (Calvados) dans le développement des Huîtres.* (Bull. Soc. Zool. France, t. XIX, 1894, p. 59.)

([4]) Dubois, *Recherches sur la pourpre et sur quelques autres pigments animaux.* (Arch. de Zool. expér., 5e série, t. II, 1909, pp. 5-63.)

([5]) J. K. Taylor, *Journ. of Conch.*, vol. XIII, 1912, p. 342 (localité : Jersey).

([6]) Hemphill, *On the variations of* Acmaea pelta *Esch.* (Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 1881, pp. 87 et 88 [attaché au contraire sur l'algue *Phyllospora menziesii*, cette espèce prend encore un autre aspect, qui a été décrit sous le nom de *Nacella instabilis*].)

([7]) Conklin, *Environmental and sexual dimorphism in* Crepidula. (Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 1898, p. 435.)

tum (autre Mollusque) sur lequel est établi l'individu considéré : la forme naine de *Crepidula plana* est déterminée par la taille plus petite des coquilles sur lesquelles elle est logée; et certains individus montrent, par leur forme, qu'ils ont été à un certain moment des nains, puis, qu'ayant changé de substratum, ils ont accru leur taille jusqu'à couvrir la nouvelle surface sur laquelle ils se sont établis (1).

b) Sur des formes perforées : Des *Lithodomus* creusant dans la coquille des *Conus*, du côté de la spire, obligent ce Mollusque à se contracter et à épaissir sa coquille vers ce côté (2); les mêmes *Lithodomus* produisent le même effet dans les coquilles de *Meleagrina* (3), et un Pholadide, *Penitella parva*, dans celles de *Haliotis* (4).

c) Lamellibranches attaqués par des Gastropodes carnivores : Divers genres de Lamellibranches (*Spondylus*, *Chama*, *Meleagrina*, etc.) possèdent des saillies plus ou moins développées au bord de la coquille; l'expérience a démontré qu'il y a là un phénomène de sélection naturelle amené par l'action d'un facteur biologique ; ceux qui possèdent les saillies les plus puissantes jouissent d'une immunité relativement considérable comparativement à ceux qui en sont dépourvus, vis-à vis des Gastropodes carnassiers qui perforent leurs coquilles (*Murex*, etc.) (5).

---

(1) Conklin, *loc. cit.*, respectivement pp. 439 et 440.

(2) Gray, fide Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 21.

(3) Observations personnelles (1891); voir aussi Annandale, *An ennemy of certain Pearl Oyster in the Persian Gulf*. (Rec. Indian Mus. Calcutta, vol. 1, 1907, p. 176 [*Lithodomus malaccanus*].)

(4) Stearns, *On certain parasites, commensals, and domiciliares in the Pearl Oyster*. (Ann. Rep. Smithson. Inst. for 1886, 1889.)

(5) Crossland, *The marginal Processes of Lamellibranch Shell*. (Proc. Zool. Soc. London, 1901, p. 1057.)

d) Gastropodes aquatiques manquant de calcaire : Fréquemment on a constaté, chez des Limnaeidae par exemple [1], que les individus se lèchent mutuellement la coquille au point de l'amincir considérablement, et même de faire faire hernie par le sac viscéral (*Limnaea peregra*) [2].

e) Action sur les œufs : Dans les Gastropodes à œufs stériles nutritifs (*Purpura*, *Fasciolaria*, etc.), lorsqu'il y a beaucoup d'embryons dans la coque, le vitellus nutritif collectif ainsi constitué est plus vite épuisé et les embryons évoluent plus vite, sans devenir aussi gros [3]. Quand il y a plus de Mollusques dans un espace déterminé, chacun d'eux pond proportionnellement moins d'œufs : par exemple *Limnaea columella* [4].

f) Action sur le sexe : Les *Crepidula* (hermaphrodites protandriques) demeurent parfois neutres ; ce sont des « mâles » restés *isolés* ; au contraire, les jeunes deviennent mâles « adultes » (avec pénis et spermatozoïdes) par le voisinage des grands spécimens déjà femelles ou sur le point de le devenir [5].

11° Parasitisme. — Sous l'influence du milieu biologique constitué par l'hôte, les Mollusques parasites sont modifiés d'autant plus profondément que leur parasitisme est plus complet et plus interne. On constate chez eux la perte progressive de la radula (p. 482), du pied et de l'opercule, la rudimentation du tube digestif (p. 154), la disparition de l'enroulement spiral de la

---

(1) Moquin-Tandon, *loc. cit.*, t. I, p. 55. — Strobel, *Saggio sui rapporti essistenti fra la natura del suolo e la distribuzione dei Molluschi terrestri e d'acqua dolce.* (Atti Soc. ital. Sci. nat. Milano, t. XIX, 1870.)

(2) Van den Broeck, *Excursions, découvertes et observations malacologiques faites en Belgique pendant l'année 1870.* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. V, 1870, p. 46.)

(3) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (Loc. cit., p. 39.)

(4) Colton, *Some Effects of Environment on the Growth of* Lymnaea columella *Say*. (Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 1908, p. 444.)

(5) H. N. Gould, *Influence of environment on sex.* (Journ. Exper. Zool., vol. XXIII, 1917); et *Transference of the male stimulus through sea water.* (Ibid., vol. XXIX, 1919, pp. 113 et suiv.)

masse viscérale, de la coquille, de la torsion du système nerveux ([1]), des yeux, de tout système nerveux apparent (*Entoconcha*), de toute coloration, de la séparation des sexes ([2]).

12° Alimentation. — On a vu plus haut (p. 484) combien souvent la proie ingérée habituellement exerce une influence colorante sur les Mollusques.

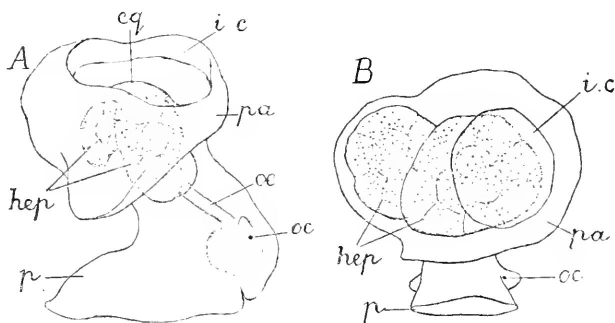


Fig. 274. — *Physa fontinalis*, embryons dans l'œuf : *A*, avec foies peu développés et pressant exclusivement sous l'invagination préconchylienne, la coquille demeurant très petite ; vue du côté droit. — *B*, avec invagination préconchylienne peu développée, et les foies normalement constitués, pressant et faisant saillie en dehors de l'invagination préconchylienne ; vue postérieure. *cq*, coquille ; *hep*, foie ; *i. c*, invagination préconchylienne ; *oc*, œil ; *œ*, œsophage ; *p*, pied ; *pa*, manteau. — Original.

13° Action mécanique d'une partie de l'organisme sur d'autres parties. — *a*) Foie : L'absence de pression du foie sur l'invagination préconchylienne est cause que celle-ci ne se dévagine pas ou guère et qu'il ne se forme pas de coquille ou rien qu'un rudiment de cette dernière, toutes les fois que les foies s'arrêtent

---

([1]) Chez *Ctenosculum*. (Heath, *A new Genus of parasitic Gastropods*. [Biol. Bull., vol. XVIII, 1910, p. 104].)

([2]) Sont hermaphrodites, les Gastropodes parasites externes : *Pelseneeria*, quelques *Stilifer*, *Gasterosiphon* et les Pyramidellidae, et probablement tous les Gastropodes parasites internes (au moins : *Entoconcha, Enteroxenos, Ctenosculum*), les Lamellibranches commensaux et parasites suivants : *Montacuta, Jousseaumiella, Entovalva, Scioberetia*.

de bonne heure dans leur développement (*Limnaea stagnalis, Aplysia punctata*, p. 338, fig. 228) ou n'ont eux-mêmes qu'un minime développement (*Physa fontinalis*, fig. 274, A).

b) Réduction de la coquille : Quand, pour toute autre cause, l'invagination préconchylienne est arrêtée dans son développement ou n'a qu'un développement rudimentaire, le foie est forcé à faire saillie en dehors de cette invagination et de la coquille réduite qu'elle a formée : *Limnaea stagnalis* (fig. 231 et 232); *Physa fontinalis* (fig. 274, B).

c) Vitellus embryonnaire : La pression de vitellus en excès empêche le creusement de la cavité palléale et est cause que la branchie se constitue extérieurement sur la nuque (*Purpura lapillus*, etc., p. 347, fig. 240).

d) Muscle columellaire : Son absence ou son développement défectueux peut être cause que les tours de la coquille des Gastropodes ne soient pas étroitement juxtaposés et que la spire prenne l'aspect scalaroïde ou cératoïde; les divers cas de la forme « cornucopia » ou cératoïde qui ont été examinés chez *Helix aspersa*, ont montré que l'animal pouvait quitter sa coquille et n'y était pas attaché par un muscle columellaire (p. 28) : il est donc vraisemblable que le développement imparfait de ce dernier est cause que les divers tours de la masse viscérale ne prennent pas contact et que, par suite, la spire soit déroulée.

14° Parmi les facteurs extérieurs d'ordre biologique, la fécondation et l'hybridation sont encore des causes éventuelles de variation. Mais la fécondation ne peut agir comme cause efficace de variation qu'à la condition que les parents soient déjà variés eux-mêmes; les exemples d'hybridation rentrent assez bien dans ce cas, puisque, alors, l'un des deux parents est plus ou moins « varié » par rapport à l'autre (voir pour la variation et l'hérédité dans l'hybridation : V[e] partie, I, 6).

11. — Facteurs extérieurs d'ordre artificiel.

En dehors des facteurs extérieurs habituels, ou auxquels les organismes sont exposés normalement dans leur milieu naturel, il en est d'autres auxquels les ont soumis artificiellement (parfois sous forme de fragments) des physiologistes plus familiers avec le travail du laboratoire qu'avec l'observation dans la nature. Tels sont notamment l'action des courants électriques, celle des poisons chimiques, ou des radiations des corps radioactifs.

Par conséquent, les expériences instituées à ce sujet n'ont pas, pour l'objet du présent travail, une importance bien considérable. Néanmoins elles ne peuvent être passées entièrement sous silence, dans une revue de l'action des « facteurs extérieurs ». Les principaux résultats généraux en sont donc rapportés ici, ainsi que quelques indications bibliographiques pour les lecteurs désireux de se renseigner plus complètement sur ces points spéciaux.

1° Action des courants électriques. — Elle a été étudiée particulièrement sur les muscles et notamment sur le cœur (mais dans des conditions peu naturelles : péricarde ouvert, ou même cœur excisé!).

L'effet est souvent plus rapide et plus net par l'action du courant sur le nerf du muscle que sur le muscle lui même.

a) Gastropodes : Chez *Helix pomatia*, le courant induit arrête le cœur en systole (contraction permanente) [1]; le courant agissant sur le ganglion viscéral ou sur le nerf d'arrêt de Ransom, il y a arrêt du cœur en diastole (il faut un courant

---

[1] Richard, *Recherches physiologiques sur le cœur des Gastéropodes Pulmonés.* (Revue d'Auvergne, t. II, 1888, p. 7.) — Yung, *Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot.* (Mém. cour. Acad. Belg., t. XLIX, 1887, p. 95.)

assez fort pour obtenir l'arrêt complet; un courant faible diminue le nombre des pulsations) (1).

Chez *Aplysia*, l'excitation électrique des ganglions sous-œsophagiens (stomato-gastriques) est plus active sur le tube digestif que celle des centres viscéraux; l'excitation électrique des ganglions viscéraux ou des nerfs cardiaques qui en sortent renforcent les contractions du cœur (2).

L'excitation électrique des centres pédieux ou des gros troncs qui en naissent, provoque la contraction des muscles du pied chez *Trochus lineatus* comme pour *Helix pomatia*; la contractilité est plus rapide dans *Patella vulgata*, surtout pour les muscles du bord (progression) que pour ceux du centre (adhérence) (3).

b) Lamellibranches : Chez *Tapes*, le courant provoque des pulsations cardiaques plus nombreuses; de fortes décharges déterminent de vives et rapides contractions (4). Chez *Pecten*, par l'action du courant induit, la partie striée du muscle adducteur présente des battements rapides (5). L'action du courant sur les centres pédieux provoque la contraction du pied (*Anodonta longirostris*, *Mytilus edulis*, *Venus verrucosa*), et cette excitabilité — comme dans les Gastropodes — est d'autant plus rapide, que la contractilité est plus grande; chez *Solen vagina*, elle est supérieure à ce qu'elle est chez les autres formes (6).

---

(1) Yung, *loc. cit.*, p. 95. — Voir encore sur ce point : Foster and Dew-Smith, *Proc. Roy. Soc. London*, vol. XXIII, 1875, p. 318, et *Arch. mikr. Anat.*, Bd XIV, 1877, p. 317.) — Carlson, *Science*. (New-York), vol. XVII. — Pompilian, *Comptes rendus Soc. Biol. Paris*, 1899. — Cardot, *Journ. Phys. et Pathol. gén.*, t. XI, 1909, p. 787.

(2) Bottazi et Enriques, *Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral*. (Archives ital. Biol., t. XXXIV, 1900, respectivement pp. 120, 121 et 122.)

(3) L. et M. Lapicque, *Quelques chronotaxies chez des Mollusques et Crustacés marins*. (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LXIX, 1910, p. 280.)

(4) Piéri, *Recherches physiologiques sur* Tapes decussatus *et quelques Tapidés*. Laval, 1895, p. 53.

(5) Coutance, *De l'énergie et de la structure musculaire chez les Mollusques acéphales*. Paris, 1878, p. 35.

(6) L. et M. Lapicque, *loc. cit.*, p. 280.

L'action d'un courant constant agissant sur la commissure viscérale, dans *Anodonta cygnea,* provoque la contraction des adducteurs, contraction d'autant plus rapide que le courant est plus intense [1]. Le courant induit appliqué sur le ganglion viscéral ou sur les nerfs qui vont de ce ganglion au cœur, chez *Mya* et *Solen,* produit l'accélération des contractions cardiaques [2]. Chez *Solen (Ensis) directus,* quand les diverses paires de ganglions sont isolées (par section des connectifs et des nerfs circumpalléaux), l'excitation électrique des ganglions cérébraux provoque la contraction de l'adducteur antérieur; celle des ganglions viscéraux, la contraction des siphons, et celle des ganglions pédieux, la contraction de tout le pied; dans les mêmes conditions (section des connectifs), l'excitation électrique des tentacules palléaux ventraux cause la contraction de l'adducteur antérieur; la stimulation des siphons cause la contraction des bords palléaux postérieurs, et celle des nerfs palléaux cause la contraction des siphons, de l'adducteur postérieur et du manteau [3].

L'action de courants constants de *grande intensité* a été étudiée sur des Gastropodes et des Lamellibranches, sans résultat particulier [4].

c) Céphalopodes : Le courant appliqué sur le ganglion palléal de *Sepia officinalis* produit la contraction du manteau, alors même qu'un courant équivalent sur le nerf palléal reste sans

---

(1) Pawlow, *Wie die Muschel ihre Schale öffnet.* (Arch. ges. Physiol., Bd XXXVII, 1885, p. 14.) — Voir aussi, pour l'action du courant électrique sur ce Lamellibranche : Biedermann, *Beiträge zur allgemeine Nerven- und Muskelphysiologie. Ueber die elektrische Erregung des Schliessmuskels von* Anodonta. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, III abth., 1885.)

(2) Yung, *De l'innervation du cœur et de l'action des poisons chez les Mollusques Lamellibranches.* (Arch. Zool. expér., 1re série, t. IX, 1881, pp. 426 à 429.)

(3) Drew, *The Physiology of the nervous System of the Razor-Shell Clam* (Ensis directus *Con.*). (Journ. Exper. Zool., vol. V, 1908, pp. 319 et 320.)

(4) Blasius und Schweizer, *Electrotropismus und verwandte Erscheinungen.* (Pflügers Arch. Physiol., Bd LIII, 1893.)

effet (1). Au contraire, l'excitation des nerfs palléaux par un courant induit détermine, chez le Poulpe, la fatigue, la narcose et l'asphyxie (2).

L'excitation électrique des nerfs des bras de *Eledone moschata* produit la contraction des muscles des bras, des ventouses et des chromatophores (3).

Le courant induit sur les nerfs du cœur de *Sepia officinalis* y détermine l'arrêt en diastole (4). Chez *Octopus vulgaris*, le courant agissant sur les nerfs de la veine cave (nerfs du cœur) accélère les contractions cardiaques (on a vu le même effet chez *Mya* et *Solen* ci-dessus) ; il les modère au contraire quand il est appliqué sur les nerfs viscéraux (5). L'excitation électrique directe du ventricule des Céphalopodes en accélère les pulsations, et si le courant est fort, le tétanise (6).

Électrotactisme. — Lorsque des Mollusques aquatiques sont placés dans l'eau, entre deux électrodes, et que le circuit est fermé, l'excitation est nulle à la cathode, ou plus faible qu'à l'anode : quand le circuit s'ouvre, l'excitation est nulle à l'anode, et plus ou moins grande à la cathode (7).

Limnaea stagnalis et d'autres Gastropodes, pour un courant faible, sont négativement galvanotactiques (comme les Anné-

---

(1) Bert, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche*. (Mém. Soc. Sci. phys. et nat. Bordeaux, t. V, 1867, p. 131.)

(2) Boruttau, *L'électropathologie des nerfs amyéliques du Poulpe*. (Trav. Stat. Zool. Arcachon, 8e année, 1906.)

(3) Colasanti, *Anatomische und Physiologische Untersuchungen über den Arm der Cephalopoden*. (Arch. Anat. und Physiol., 1876, p. 495.)

(4) Bert, *loc. cit.*, p. 132.

(5) Frédéricq, *Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe*. (Arch. Zool. expér., 1re série, t. VII, 1878, p. 556.)

(6) Ransom, *On the cardiac Rhythm of Invertebrata*. (Journ. of Physiol., vol. V, 1885.)

(7) Nagel, *Fortgesetzte Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wasserthiere*. (Arch. ges. Physiol., Bd LIII, 1892 : p. 334 [*Aplysia punctata*], p. 335 [*Pleurobranchus meckeli*], p. 336 [*Scaeurgus tetracirrus, Janus cristatus, Nassa reticulata, Helix hortensis, Limnaea* et *Planorbis*].)

lides, et contrairement à la généralité des Arthropodes) (1).

Les larves pélagiques de *Clionopsis (krohni)* et de ***Pneumonoderma** (mediterraneum)*, sous l'influence du courant continu, se montrent galvanotactiques, contrairement à d'autres larves (2).

2° Action des poisons chimiques. — *a*) Gastropodes : Chez *Nassa (Ilyanassa) obsoleta*, l'acide cyanhydrique n'a qu'une action très faible; le curare, injecté à *Natica (Lunatia) heros*, ne montre aucun signe d'effet funeste; tandis que sur ces animaux, l'hydrate de chloral est brusquement fatal, et le cyanure de potassium également, quoique moins rapide (3). Ce dernier, en solution très faible, fait réagir *Haminea* à la lumière, mieux que dans l'eau de mer pure (4). Les ions sodium, potassium et OH augmentent l'excitabilité du cœur *(Strombus)* que diminuent les ions calcium, magnésium et H (5).

Les acides minéraux (même à la dose très faible d'un millième) constituent des poisons musculaires très énergiques, tuant rapidement, arrêtant le cœur en systole *(Helix pomatia)*. et il en est de même pour les bases (6). Le curare, à dose toxique pour les Vertébrés, a peu d'effet sur *Helix pomatia* (7) (comme

---

(1) Nagel, *Ueber Galvanotaxis.* (Arch. ges. Physiol., Bd LIX, 1895.) — Dewitz, *Ueber den Rheotropismus bei Thieren.* (Arch. f. Anat. und Physiol. [Physiol. Abth.], Suppl. 1899 [le cas est le même pour les Najades que pour les Limnaeides].) — Rose signale aussi, chez la « Lymnée », un galvanotropisme très net. (*Sur quelques tropismes.* [Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CL, 1910, p. 1545].)

(2) Carlgren, *Ueber die Einwirkung der constanten galvanischen Stromes auf niedere Organismen.* 2 Mittheilung. *Versuche an verschiedenen Entwickelungsstadien einiger Evertebraten.* (Arch. f. Anat. und Physiol. [Physiol. Abth.], 1900.)

(3) Rice, *On the effects of certain Poisons on Mollusca.* (Amer. Journ. of Sci., 3e série, vol. IX, 1875, p. 155.)

(4) Drzewina, *Action du cyanure de potassium sur des animaux exposés à la lumière* (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LXX, 1918, p. 758.)

(5) Mac Clendon, *On the Hydrogen ion concentration in sea water and the physiological effects of the ions in sea water.* (Proc. Nat. Acad. Sci. U. St., vol. II, p. 689, 1917.)

(6) Yung, *Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot.* (Mém. cour. Acad. Belg., t. XLIX, 1887, pp. 102 à 104.)

(7) Vulpian, *De l'action des substances toxiques dites « poisons du cœur » sur l'Escargot.* (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CXLV, 1879.)

sur *Natica* ci-dessus et sur les Mollusques en général et moins encore dans les Lamellibranches que dans les Gastropodes, voir ci-après) ; il y ralentit le processus d'excitation musculaire (1).

Des alcaloïdes tels que la strychnine ralentissent les contractions musculaires chez *Helix pomatia*, et tuent en arrêtant le cœur en systole (2). La brucine y est plus active encore, tandis qu'elle est moins puissante sur *Limax*, où il en faut plus de 5 centigrammes pour déterminer la mort (3). La pelletiérine injectée exerce une action rapide en relâchant les muscles des Gastropodes (4). L'aconitine abolit les mouvements « volontaires » chez *Limax* ; elle est peu active sur l'Escargot, de même que l'atropine, tandis que 1 centigramme de celle-ci tue *Limax* (5).

Dans *Pterotrachaea*, la cocaïne tue le cœur, tandis que le chloroforme en active les pulsations (6).

Sur *Archidoris*, le nicotine a une action définitive paralysante, inhibant les actions nerveuses (7).

Helix pomatia est paralysé en extension au bout de dix à

---

(1) L. et M. LAPICQUE, *Action du curare sur les muscles d'animaux divers.* (COMPTES RENDUS SOC. BIOL. PARIS, t. LXVIII, 1910, p. 1010.)

(2) RICHARD, *Recherches physiologiques sur le cœur des Gastéropodes Pulmonés.* (REVUE D'AUVERGNE, t. II, 1886, p. 41.)

(3) DUBOIS, fide LOCARD, *L'influence des milieux sur le développement des Mollusques.* (LOC. CIT., 1892, p. 129.)

(4) SCHÖNLEIN, *Ueber die Einwirkung der Wärme auf der Tonus der Muskeln von Schnecken und Holothurien.* (ZEITSCHR. F. BIOL., Bd XXXVI, 1898.)

(5) DUBOIS, *loc. cit.*, p. 129. — Autres travaux relatifs à l'action de poisons sur des Pulmonés et notamment l'Escargot : STEINER, *Ueber die Wirkung des amerikanisches Pfeilgiftes curare* (ARCH. ANAT. UND PHYSIOL., 1875, p. 145) — HECKEL, *De l'action des sels de strychnine sur les Mollusques Gastéropodes.* (COMPTES RENDUS ACAD. SCI. PARIS, t. LXXXVIII, 1879, p. 916.) — KRÜKENBERG. *Vergleichend-toxicologisehe Untersuchungen. (Vergleichende Physiologische Studien,* I Abth., 1880, p. 77.) — KOEHLER, *Recherches physiologiques sur l'action des poisons chez les Invertébrés.* Nancy, 1883. — RANSOM, *On the cardiac rhythm of Invertebrata.* (JOURN. OF PHYSIOL., t. V, 1885.)

(6) RYWOSCH, *Zur Physiologie des Herzens und des Excretionsorgane der Heteropoden (Pterotracheen).* (ARCH. GES. PHYSIOL., Bd CIX, 1905, p. 370.)

(7) GREENWOOD, *On the action of nicotin upon certain invertebrates.* (JOURN. PHYSIOL. CAMBRIDGE, vol. XI, 1890.)

vingt heures dans une solution d'hydroxylamine à $1/2$ ou $1\ ^\circ/_\circ$ (1).

Chez *Aplysia*, les alcaloïdes, en général, abolissent le tonus musculaire et relâchent les muscles, tandis que les glycosides élèvent ce tonus en activant les contractions (2). Chez *Doris*, le curare a, ainsi que chez *Helix*, *Ilyanassa* et *Natica*, une action plus énergique que dans les Lamellibranches (3).

b) Lamellibranches : Le curare y a peu d'effet, par exemple chez *Mya* et chez *Solen* (4); il y ralentit le processus d'excitation musculaire, d'une façon d'autant plus marquée que le muscle est normalement plus rapide, chez *Unio longirostris* (5).

La strychnine, à forte dose, tue en arrêtant le cœur, de même que la nicotine et la vératrine (6). L'atropine est sans action sur *Anodonta*, *Mya arenaria* et *Solen ensis* (7).

Anodonta cygnea dans une faible solution d'hydroxylamine, est paralysé en extension au bout de dix à vingt heures (8).

Chez *Mytilus*, *Lithodomus* et *Arca*, le curare a également une faible action, tandis que le sulfocyanate de potassium arrête le cœur en diastole (à forte dose) (9). Les sels de potassium sont d'ailleurs moins favorables à la vie des Mollusques que les sels de magnésie, et ceux-ci que les sels de sodium. Le sulfate de

---

(1) HOFER, *Ueber die lähmende Wirkung des Hydroxylamins auf die contractilen Elemente*. (ZEITSCHR. WISS. MIKR., Bd VII, 1890.)

(2) BOTAZZI et ENRIQUES, *Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral des* Aplysia *et de quelques Céphalopodes*. (ARCH. ITAL. BIOL., t. XXXIV, 1900, pp. 129 et 141.)

(3) KRÜKENBERG, *loc. cit.*, p. 34; et DUBOIS, *loc. cit.*, p. 129.

(4) YUNG, *De l'innervation du cœur et de l'action des poisons chez les Mollusques Lamellibranches*. (ARCH. DE ZOOL. EXPÉR., 1re série, t. IX, 1881, p. 443.)

(5) L. et M. LAPICQUE, *Action du curare sur les muscles d'animaux divers*. (COMPTES RENDUS SOC. BIOL. PARIS, t. LXVIII, 1910, p. 1010.)

(6) YUNG, *De l'innervation du cœur et de l'action des poisons chez les Mollusques Lamellibranches*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., 1re série, t. IX, 1881, respectivement pp. 435 et 444.)

(7) DUBOIS, fide LOCARD, *loc. cit.*, p. 129.

(8) HOFER, *Ueber die lähmende Wirkung des Hydroxylamins auf die contractilen Elemente*. (LOC. CIT., 1891.)

(9) KRÜKENBERG, *loc. cit.*, p. 34.

soude jouit d'une neutralité conservatrice bien accusée : *Tapes decussatus* a vécu soixante-quatre jours dans une solution à 35 millièmes; dans une solution semblable de sulfate de magnésie, *Mytilus edulis* a vécu dix jours, *Venus reticulata,* quinze jours, et *Tapes decussatus,* soixante jours. L'affaiblissement musculaire, déterminé par ces substances, débute par la partie striée (1).

L'action nocive des sels potassiques est démontrée par le fait que *Tapes decussatus* est tué en quelques minutes dans une solution d'iodure ou de chlorure de potassium, de la densité de l'eau de mer; chez la même espèce, les acides et les bases arrêtent le cœur en systole (comme dans les Gastropodes, voir ci-dessus), après quelques minutes; la caféine ralentit les battements du cœur et arrête celui-ci en diastole (2).

c) Céphalopodes : Le curare est peu actif, tandis que la strychnine, même à faible dose, exerce une action puissante et tétanise les muscles chez *Sepia* (3), *Loligo, Eledone* et *Octopus* (4). Le curare à faible dose paralyse les terminaisons du nerf viscéral; à forte dose il excite les muscles du ventricule cardiaque; la muscarine ralentit les contractions de ces muscles et arrête le cœur en diastole; l'atropine provoque une contraction exagérée et persistante des muscles du cœur (5); d'une façon générale, cette dernière rend tout l'animal inerte (6). L'ergotine

---

(1) Coutance, *Action biologique des sels de l'eau de mer au point de vue de l'entretien des animaux marins.* (Bull. Soc. Acclimat. Paris, 3e série, t. X, 1883, respectivement pp. 101, 104 et 105.)

(2) Piéri, *Recherches physiologiques sur* Tapes decussatus *et quelques Tapidés.* Laval, 1895, respectivement pp. 108, 109, 125 et 143 (la caféine tue *Limax* à la dose de 1 centigramme, mais elle est sans action sur l'Escargot : Dubois, fide Locard, *loc. cit.*, p. 129).

(3) Bert, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche.* (Mém. Soc. Sci. phys. et nat. Bordeaux, t. V, 1867, p. 167.)

(4) Yung, *De l'action des poisons chez les Mollusques.* (Arch. Sci. phys. et nat., t. VII, 1882, p. 12.)

(5) Ransom, *On the cardiac rhythm of Invertebrates.* (Journ. of Physiol., vol. V, 1885.)

(6) Moore, *Chemical differentiation of the central nervous system of Invertebrates.* (Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., vol. III, 1917, pp. 598 et suiv.)

stimule les muscles lisses du jabot de *Eledone moschata* (1). La nicotine, chez *Sepiola*, paralyse en inhibant les actions nerveuses (2). La cocaïne, sur *Octopus* et sur les embryons de *Sepia*, agit comme anesthésique et poison protoplasmique (3). Il est à remarquer que des alcaloïdes comme la strychnine et la caféine agissent sur les centres cérébraux des Céphalopodes (3), tandis que des corps aromatiques tels que le phénol et le camphre agissent sur les ganglions palléaux (4); le bromure d'éthyle injecté anesthésie *Eledone moschata* (5). Le chlorure de potassium détermine une expansion extrême des chromatophores (6). Les acides minéraux, même très faibles, tuent par arrêt des mouvements respiratoires, de même les bases (7).

---

(1) De Varigny, *Contribntion à l'étude de l'influence exercée par l'ergotine sur les fibres musculoires lisses.* (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, 8e série, t. V, 1888, p. 105.)

(2) Greenwood, *On the action of nicotin upon certain invertebrates.* (Journ. of Physiol. Cambridge, vol. XI, 1890.)

(3) Danilewsky, *Ueber die physiologische Wirkung des Cocaïns auf wirbellose Thiere.* (Arch. ges. Physiol., Bd LI, 1892.)

(4) Baglioni, *Physiologische differenzierung verschiedener mechanismen des Centralnervensystems. 2. Untersuchungen an* Eledone moschata *und anderen Wirbellosen.* (Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd V, 1905, pp. 43 et suiv.) — Moore, *loc. cit.*, 1917.

(5) Heymans, *Le bromure d'éthyle comme anesthésique opératoire chez les Céphalopodes.* (Bull. Acad. Belg., 3e série, t. XXXII.)

(6) Moore, *loc. cit.*, 1917. — L'action des poisons sur les chromatophores a encore été étudiée par Pallechi, *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Genova,* n° 2, et *Atti Soc. Ligust. Sci. nat.*, vol. III, 1892; et par Hofmann, *Arch. ges. Physiol.*, Bd CXVIII, 1907.

(7) Yung, *loc. cit.*, pp. 9 et 10. — Yung, *Recherches expérimentales sur l'action des poisons chez les Céphalopodes.* (Mitth. Zool. Stat. Neapel, Bd III, 1882, p. 97.) — Au sujet des Céphalopodes, on peut voir encore : Colasanti, *Ricerche anatomiche e fisiologische sopra il bracchio dei Cefalopodi.* (Atti Accad. Lincei, vol. III, 1876.) — Krükenberg, *loc. cit.* (*Sepia, Eledone.*) — Klemensiewics, *Beiträge zur Kenntniss des Farbenwechsels der Cephalopoden.* (Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Bd LXXVIII, 1878 [*Eledone*].) — Phisalix, *Recherches physiologiques sur les chromatophores des Céphalopodes.* (Arch. de Physiol., 1892.)

d) On peut encore mentionner ici comme exemple d'action de poisons chimiques sur les Mollusques, le fait bien connu que fréquemment les exploitations minières de cuivre (par exemple en Corse) et de plomb font disparaître les Mollusques aquatiques des ruisseaux voisins.

3° Action des rayons X. — Sur les œufs de *Planorbis*, il a été constaté que l'activité de la division cellulaire est stimulée au début; puis, après une phase d'accélération, une phase de dépression survient, qui retarde finalement le développement de l'œuf (1).

4° Action de corps radioactifs. — L'influence du radium trouble profondément le développement des Mollusques, par exemple de *Pholas candida* et de *Philine aperta* (2).

12. — Isolation.

On a parfois fait intervenir l'isolation ou séparation géographique comme facteur direct et suffisant d'évolution, en lui attribuant un rôle dans la formation des espèces. C'est surtout au sujet de Pulmonés insulaires du Pacifique que ce facteur a été évoqué par des auteurs regardant l'action du milieu proprement dit comme impuissante; mais ces auteurs n'invoquent pas alors des facteurs « internes », l'isolation géographique étant aussi un facteur *externe!*

C'est ainsi que pour les *Achatinella* des îles Sandwich ou Hawaï on a considéré que l'abondance des variations ne serait pas en rapport avec la « monotonie » des facteurs extérieurs

---

(1) Richards, *The effects of X rays on the rate of cell division in the early cleavage of* Planorbis. (Biol. Bull. [Woods Hole], vol. XXVII, 1914, p. 87.)

(2) Tur, *Expérience sur l'action du radium sur le développement de* Pholas candida. (Comptes rendus Soc. Biol. Paris, t. LXX, 1911, p. 679); et mémoire en polonais sur *Philine*. (Varsava Prot. Obsc. Jest., t. XXI, 1910, p. 171.)

et que l'isolation serait la cause de la formation des espèces [1]. Et pour les *Partula* de Tahiti, il a été considéré aussi que l'isolation géographique les influence comme les *Achatinella* ci-dessus [2].

D'autre part, on a fait très justement remarquer, à propos de ces *Achatinella*, que ce qui *nous* semble identique ou monotone peut ne pas l'être pour des Gastropodes [3], et que chaque vallée en question possède ses petites particularités, en climat, végétation, qualités du sol, etc. [4].

En outre, il a été démontré que l'explication par isolation est inapplicable, puisque diverses espèces de *Achatinella* de l'archipel des îles Hawaï sont présentes sur plusieurs îles à la fois [5].

L'isolation est, en effet, insuffisante; car elle ne peut, par elle-même, engendrer de nouvelles différences, ni renforcer les différences existantes; elle ne peut que conserver éventuellement ces dernières :

1° S'il y a effet cumulatif de l'action du milieu sur plusieurs générations successives.

---

(1) Gulick, *On Diversity in Evolution under one Set of external Conditions.* (Journ. Linn. Soc. London [Zool.], vol. XI, 1873.) — A propos de *Achatinella multizonata* (du même archipel), Cooke exprime aussi l'idée que l'isolation joue un rôle plus important que l'environnement. (*Distribution and Variation of* Achatinella multizonata *from Nuuanu Valley.* (Occas. Papers Bernice P. Bishop's Mus. Honolulu, vol. II, n° 1, 1903, p. 76].)

(2) Mayer, *Some Species of* Partula *from Tahiti.* (Mem. Mus. Comp. Zool., vol. XXVI, 1902, p. 131 : « It is probable that the geographical isolation plays a more important part in the formation of new species ».) — Crampton (*The Principles of Geographical Distribution as illustrated by Snails of the genus* Partula *inhabiting Southeastern Polynesia* [Verh. VIII intern. Zool. Kongr. (Graz), 1912, p. 647]) partage aussi cette manière de voir.

(3) Wallace, *Darwinism*, 1889, p. 148.

(4) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln.* (Arch. Rassen-und Gesellsch. Biol., 4 Jahrg., 1907, p. 464); et *Ueber die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprincips und Problem der Artbildung.* Leipzig, 2e édit., 1903, p. 194.

(5) Borcherding, *Achatinellen-Fauna der Sandwich Inseln Molokai.* (Zoologica, Heft XLVIII, 1906, p. 48.)

2° S'il y a croisement entre individus variés de la même manière (comme dans le cas des Limnées sénestres d'une même petite mare, p. 464). Elle peut ainsi faciliter la séparation de deux formes voisines; on en trouve un exemple dans le cas des *Pecten frigidus* et *P. fragilis*, qui sont deux races d'une même forme, déterminées par des conditions de milieu (thermiques, etc.) différentes, et dont l'isolation (le premier dans l'océan Arctique, le second dans l'océan Atlantique) a achevé la séparation (p. 452). Mais elle ne peut pas, *à elle seule*, faire plus que faciliter cette séparation et notamment elle ne peut pas provoquer de variations, pas plus que la sélection (celle-ci, en effet, ne guide pas la variation, mais elle fait disparaître naturellement les caractères inaptes à prospérer dans le milieu considéré).

On pourrait d'ailleurs imaginer une séparation purement topographique, avec conditions d'existence restant inaltérées dans les parties séparées: le résultat de la séparation ne serait pas la différenciation d'espèces [1]. C'est là, au surplus, un phénomène qui s'observe constamment; quantité d'espèces ont leur distribution réellement discontinue et ne se composent, en somme, que de colonies séparées par des distances plus ou moins grandes; ces diverses « colonies », bien loin de former des espèces, constituent rarement des races locales, et même, dans la plupart des cas, ne montrent guère de variation véritable lorsque leurs stations sont semblables par leurs conditions de milieu.

L'isolation ou séparation n'est donc pas nécessaire, et en tout cas pas suffisante, pour permettre la constitution de formes nouvelles, que celles-ci soient actuelles ou fossiles [2].

---

[1] Ortmann, *On Separation and its bearing on Geology and Zoögeography*. (Amer. Journ. of Sci., 4e série, vol. IV, 1896, p. 68 : « We can imagine a purely geographical separation with the conditions of existence remaining inaltered in the separated parts : there a differenciation of species does not result, and the original species continues to exist without change ».)

[2] Par exemple, pour les transformations des *Melanopsis* et *Vivipara* tertiaires de Kos qui se sont produites sans isolation. (Neumayr, *Ueber den geologischen Bau der Inseln Kos*. [Denkschr. K. Akad. Wien (Math.-Naturw. Kl.), Bd XL, 1879, p. 96].)

III. — Rôle de la durée dans la production des variations.

Si les conditions de milieu sont capables de produire des variations dans les organismes, elles ne le sont cependant pas dans toutes les circonstances, et surtout elles ne le sont pas d'une façon immédiate dans la généralité des cas.

L'expérience montre — et le bon sens indique d'ailleurs — que la variation est « physiologique » avant d'être morphologique ; c'est-à-dire que les causes extérieures agissent d'abord sur le fonctionnement et que la variation de forme ou d'aspect de l'organe est la conséquence de son fonctionnement prolongé dans une nouvelle direction.

Tout fonctionnement modifie en effet le fonctionnement ultérieur, en rendant l'organe plus apte à fonctionner une nouvelle fois comme précédemment. La répétition du stimulant et de l'acte (donc la multiplication du fonctionnement) rend l'acte plus aisé : la répétition d'un processus semblable en améliore le rendement, c'est-à-dire le facilite et l'augmente ; et ce changement dans le fonctionnement retentit à la longue sur l'organe lui-même en y produisant des modifications, ou variations morphologiques : par là apparait l'influence de la durée ou du temps dans la production des variations.

Un changement dans les conditions biologiques peut donc accumuler les effets de la variation produite par elles, grâce à leur continuité. On attribue souvent à la doctrine darwinienne l'introduction de la notion d' « effets cumulatifs » dans les phénomènes d'évolution, par la succession des générations, c'est-à-dire par la durée. Or, Lamarck avait toujours tenu compte de cette notion du temps pour la production des variations. Il l'exprime nettement en disant notamment que : « Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve *depuis longtemps*

exposée... [1] »; il y a donc ici concordance des deux doctrines.

Les variations continues et les variations d'apparence discontinue se comportent d'ailleurs différemment à ce point de vue.

1. — Variations d'apparence discontinue.

Il n'y a guère d'exemples de variation continue due à un facteur extérieur agissant pendant une courte durée. Un facteur de ce genre, au contraire, est susceptible de déterminer des variations d'apparence discontinue.

Il n'y a sans doute que les individus d'espèces très tolérantes qui puissent subir des modifications brusques du milieu (voir IV[e] partie, p. 430); mais l'expérience fait voir cependant qu'une cause extérieure brusque — plus ou moins violente — peut produire une variation d'apparence discontinue, sans que rien paraisse changé *d'une façon permanente* dans les conditions ambiantes : cette cause agit alors avec peu de durée, à très courte distance (ou au contact), sur un point ou sur une petite partie seulement de l'organisme. C'est ce qui arrive pour des variations brusques de diverses sortes :

α. Pour celles qui apparaissent *sur l'embryon* (variations congénitales) : Lorsqu'une cause a pu leur être reconnue, celle-ci a été trouvée extérieure et de courte durée, par exemple dans les cas de tératogenèse.

β. Pour des variations apparaissant *chez l'adulte* seulement : Elles ont une cause extérieure, telle que la régénération, etc. En effet :

1° Des variations brusques ou d'apparence discontinue sont fréquemment la conséquence de phénomènes tératologiques; et

---

(1) Lamarck, *Philosophie zoologique*, t. I, 1809, p. 235; et l'on retrouve cette même idée en divers autres endroits : « pendant une longue durée » (*ibid.*, p. v); « à l'aide d'un temps suffisant » (p. 66); « après un temps suffisant » (p. 73); « changent avec le temps » (p. 221).

bien des observateurs ont signalé l'analogie des variations brusques et des monstruosités : La ligne de démarcation est impossible à tracer entre elles, car il n'y a des unes aux autres qu'une simple différence de degré.

Or ces phénomènes tératologiques sont amenés par des « accidents » qui ne sont pas toujours nettement définis, mais que les cas bien étudiés permettent de rapporter à une cause extérieure brusque, agissant pendant un temps assez court (réduit à une certaine période de l'ontogénie), sur une partie ou sur un point de certains individus isolés, souvent des conditions défavorables d'élevage, excès ou défaut de chaleur, d'oxygène, manque d'espace ou compression, etc., ou encore traumatismes intra-utérins, ou arrêts de croissance déterminés par des facteurs extrinsèques. Ainsi :

A. Manque d'espace : Ce cas est celui d'œufs multiples dans une coque unique d'Opisthobranche, de Pulmoné, etc., œufs qui, par suite d'une compression momentanée en des points appropriés, ont donné un monstre double ou triple, par soudure de deux ou plusieurs œufs (*Philine, Dendronotus, Limnaea, Physa, Limax, Nassa*, etc.; voir Ire partie, p. 333).

B. Compression ou poussée exercée par des intrus dans l'utérus maternel gravide : Cas des *Littorina rudis* développés en présence d'Infusoires parasites (*Protophrya*; voir Ire partie, p. 343, et IVe partie, p. 461).

C. Compression exercée artificiellement sur des œufs de *Cumingia*, de *Helix pomatia*, et y produisant respectivement une modification de la segmentation et des embryons planorboïdes (voir ci-dessus, p. 559).

D. Compression exercée sur les téguments par l'endoderme, lorsque l'invagination préconchylienne et la coquille sont peu développées : *Limnaea stagnalis* (Ire partie, p. 341 et fig. 231 et 232).

E. Mutilation des œufs, produisant des embryons imparfaits, nains, etc., par exemple, chez *Dentalium entale* : embryon à deux plaques apicales et à deux houppes ciliées (Ire partie, p. 348 et fig. 275).

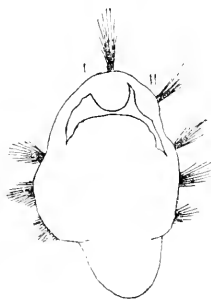


FIG. 275. — *Dentalium entale*, larve provenant d'un œuf incomplet et pourvue de deux plaques apicales et de deux houppes ciliées : I et II. — D'après Wilson.

2° Après la naissance, des causes extérieures de même allure (agissant pendant peu de temps, à peu de distance, souvent au contact) déterminent des variations d'apparence discontinue :

A. Chez des Pulmonés terrestres ou fluviatiles, par l'action de l'homme ou du bétail (1).

B. Chez des Lamellibranches marins, *Pecten irradians*, par exemple (2).

C. Des coquilles scalaroïdes peuvent être dues à l'interposition de corps étrangers (parfois d'organismes), tant dans des formes marines (*Trochus obliquatus*, voir ci-dessus, p. 584, Facteurs biologiques) que Pulmonés (3) ; la scalariformité

---

(1) BAKER, *Some interesting Molluscan monstrosities*. (TRANS. ACAD. SCI. ST. LOUIS, vol. XI, 1901, p. 143 : « Monstrosities among land and freshwater shells are constantly occurring and are, curiously enough, more often produced by external causes, as *man and cattle*, than by atrophy or hypertrophy of any part of the animal ».)

(2) DAVENPORT, *On the Variation of the Shell of* Pecten irradians. (AMER. NATUR., vol. XXXIV, 1900, pp. 876-877 : « The various abnormalities of *Pecten* are either explained as self-adjustments to *accidents* or as sports which represent typical conditions in allied species ».)

(3) RE, *Di alcune Anomalie nei Molluschi*. (BOLL. SCI. [PAVIA], t. XX, 1898.)

n'affecte pas la coquille, dès le sommet, alors. Si elle existe dès ce sommet, elle est congénitale et peut provenir, dans ce cas, d'une cause extérieure agissant sur l'embryon.

D. Des variations d'apparence discontinue peuvent être déterminées par un traumatisme — cause violente, de courte durée, agissant au contact et en un point — chez l'adulte : Il se pro-

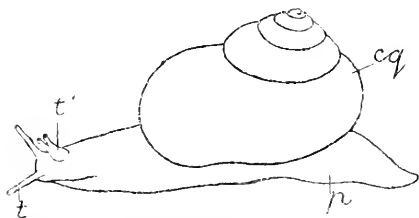


Fig. 276. — *Helix nemoralis*, individu dont les deux tentacules postérieurs ont repoussé soudés, après ablation ; vu du côté gauche. *cq*, coquille ; *p*, pied ; *t*, tentacule antérieur gauche ; *t'*, tentacules postérieurs soudés. — D'après Carrière.

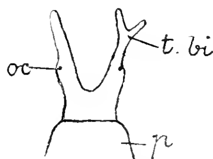


Fig. 277. — *Purpura lapillus*, individu dont le tentacule gauche a été régénéré bifide ; vue ventrale de la partie antérieure. *oc*, œil droit ; *p*, pied ; *t. bi*, tentacule bifide. — Original.

duit souvent dans ce cas, en effet, une variation « brusque » de nature régénérative, sous forme d'une hétéromorphose ou régénération irrégulière plus ou moins caractérisée, engendrée par ce traumatisme ; exemples :

a) Tentacule régénéré en place d'un œil, chez *Patella vulgata* (p. 459, fig. 268) (1).

b) Tentacules fusionnés chez *Helix*, etc. (p. 117 et fig. 276), après ablation suivie de régénération.

c) Tentacule régénéré bifide, après amputation, chez *Purpura lapillus* (p. 111 et fig. 277), *Nassa reticulata* et *N. mutabilis*, *Planorbis corneus* (voir Ire partie, pp. 112 et 114).

---

(1) Ce cas est comparable, en somme, à la régénération d'une antenne en place d'un œil chez divers Arthropodes : régénération obtenue expérimentalement dans *Penaeus* (Herbst, *Ueber die Regeneration von Antennenähnlichen Organen am Stelle von Augen* [Arch. Entwickl.-Mech., Bd II et IX, 1896 et 1899]), naturellement dans *Palinurus* (Ariola, *ibid.*, Bd XVIII, 1904, p. 248).

d) Yeux régénérés à deux en place d'un seul : Chez divers Pulmonés terrestres (*Helix pomatia*, *H. arbustorum*, *Succinea putris*, voir Ire partie, p. 280).

e) Siphon régénéré bifurqué, après amputation, chez *Nassa mutabilis* (fig. 278) (variation observée dans un *Pleurotoma regularis* fossile, sous forme de siphon coquillier dédoublé : Ire partie, p. 90).

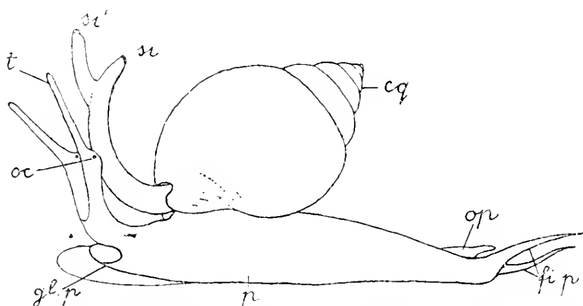


Fig. 278. — *Nassa mutabilis*, individu dont le siphon est régénéré bifide; vu du côté gauche. *cq*, coquille; *fi. p*, filaments pédieux postérieurs; *gl. p*, glande pédieuse; *oc*, œil gauche; *op*, opercule; *p*, pied; *si*, *si'*, les deux branches du siphon régénéré; *t*, tentacule gauche. — D'après Hanko.

f) Pied régénéré bifurqué ou trifurqué, dans *Physa fontinalis*, après amputation de la partie postérieure par une larve de *Chironomus* (voir Ire partie, p. 121, fig. 79 et 84 à 86), dans *Nassa mutabilis* (Ire partie, p. 122).

g) Opercule repoussé paucispiré au lieu de multispiré, dans des *Trochus* (Ire partie, p. 131, fig. 93).

Donc, comme pour les variations congénitales ci-dessus, les diverses variations d'apparence brusque apparaissant chez l'adulte, qui viennent d'être citées, sont toutes également dues à une cause extérieure agissant plus ou moins violemment, pendant une *courte durée*, à petite distance et sur une petite partie de l'organisme.

Par analogie, on peut conclure que de nombreuses autres variations d'apparence brusque peuvent avoir été engendrées par des actions de ce genre.

Car les variations discontinues appartiennent en effet presque toujours aux variations dites « spontanées », produites sans que rien *paraisse* changé dans les conditions ambiantes durables. En outre, les diverses variations tératologiques, régénératives, mérotomiques, etc., sont toutes des variations *sans adaptation ;* et l'on peut remarquer que la généralité des autres variations brusques sont dans le même cas ; elles sont *inadaptatives,* c'est-à-dire non en rapport avec les conditions générales régnantes du milieu.

L'analogie est donc de plus en plus grande ; et de cette analogie des phénomènes, on peut conclure à l'analogie des origines pour l'ensemble des variations d'apparence brusque : cause extrinsèque, de durée réduite, agissant à courte distance et sur un point seulement de l'organisme.

Ce qui montre bien la courte durée des causes extérieures déterminant les variations brusques, c'est que ces causes n'ont pas toujours le pouvoir d'engendrer une variation *durable* chez l'individu ; il peut y avoir autorégulation, et la variation brusque — temporaire — disparaît quand la durée de la cause est insuffisante. Le milieu ayant agi par l'un ou l'autre facteur de courte durée, comme producteur de variation, agit alors en tant que milieu général durable, en régulateur, et comme éliminateur de variations trop amples, non adaptées à ce milieu général. Voici quelques exemples, parmi les Mollusques, de variations d'apparence brusque disparaissant ainsi :

a) Retour à la spirale radiale moyenne de la coquille, dans les *Clausilia laminata* variés d'une façon exagérée à ce point de vue (p. 473).

b) Retour à l'indice moyen de coquilles trop courtes de *Limnaea stagnalis* (p. 421, fig. 267).

c) Œuf de *Planorbis corneus* ayant subi momentanément quelque influence troublant la régularité de sa segmentation, et se développant en embryon asymétrique (p. 359, fig. 261); celui-ci redevient symétrique par la suite, dans les conditions normales.

d) Œufs de *Helix pomatia* ayant été comprimés pendant leur développement et ayant donné des jeunes planorboïdes, tels que certains d'entre eux *paraissaient appartenir à une autre espèce ;* après l'éclosion, la pression ne s'exerçant plus, la forme normale a été reconstituée pendant la croissance [1].

e) Des *Limnaea auricularia* (lac de Davos) présentaient, dans le bord de l'ouverture coquillière et du manteau, des entailles causées par l'action mécanique d'un parasite ; par la croissance ultérieure, ces entailles étaient régularisées après disparition du parasite [2].

f) Œuf coupé : Un fragment d'œuf ne donne qu'un embryon incomplet chez *Nassa (Ilyanassa) obsoleta* (p. 560) ; tandis qu'une moitié ou un quart d'ovule de *Dentalium entale*, même non nucléé, peut être fécondé, se segmenter et donner une larve veliger complète, mais souvent naine (p. 560).

2. — Variations continues.

1° Si des variations d'apparence discontinue sont engendrées par des causes de peu de durée, il en est tout autrement pour les variations continues. L'expérience montre, en effet, que celles-ci correspondent à des causes extérieures également *continues*, d'intensité plus ou moins modérée, mais agissant

---

(1) Künkel, *Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken* (Helix pomatia). (Zool. Anz., Bd XXVI, 1903, p. 662.)

(2) Sykes, *Note on* Limnaea auricularia. (Journ. of Malacol., vol. III, 1894, p. 34.)

pendant un temps prolongé sur l'organisme entier, même à grande distance. Cela ressort du fait maintes fois démontré que l'adaptation à un milieu ou à une condition de ce milieu (et conséquemment la variation adaptative correspondante qui en résulte) *ne peut être brusque*, l'une et l'autre doivent toujours être progressives, c'est-à-dire qu'elles exigent la durée. En effet :

A. Le brusque passage d'une condition à une autre très différente est généralement nuisible ou même mortel; exemples : *a*) Les *Physa* et *Limnaea* de l'etang d'Ossegor ont disparu après un mois d'action de l'eau salée brusquement introduite dans cet étang (ci-dessus p. 571); une brusque adaptation n'a pas été possible.

b) *Bythinia leachi* et *Valvata piscinalis* (et vraisemblablement bien d'autres Gastropodes fluviatiles à branchies) meurent dans l'eau additionnée de $^1/_2$ °/₀ de sel (p. 571).

c) La généralité des Gastropodes d'eau douce sont tués lorsqu'on les introduit brusquement dans l'eau chaude dont la température n'atteint même pas 40°; *Physa acuta* est ainsi tué à 35° (p. 499); des larves de Mollusques marins à 31° (p. 500).

B. L'adaptation est lente et progressive : α. Dans la vie individuelle : *a*) Pour la coquille de *Patella vulgata* : « This case of the rough and smooth Limpet shell is of interest in that it shows that a *small change* in an environment may produce through its *continuous action* a large cumulative result by a summation of successive little effects [1] » (voir p. 556).

b) *Anomia* fixé sur un *Pecten* prend progressivement l'aspect de celui-ci (p. 585).

---

[1] Russell, *Environmental Studies on the Limpet*. (Proc. Zool. Soc. London, 1907, p. 870.)

c) Divers Mollusques fluviatiles, tués par le passage *brusque* dans l'eau renfermant 4 °/₀ de sels, s'y adaptent au contraire progressivement (expériences de Beudant, etc., voir p. 570); de même, en sens inverse, pour des formes marines introduites dans l'eau douce.

d) Les embryons de certains Mollusques marins s'adaptent progressivement à la dessalure de l'eau : *Eolis papillosa* jusqu'à 1.37 °/₀ de sels (où ils sont tués, s'ils y sont placés directement), ainsi que *Cenia cocksi* (et même les adultes de celui-ci) (¹).

e) Réciproquement, des embryons de Mollusques d'eau douce s'adaptent progressivement à l'eau salée : *Bythinia leachi, B tentaculata, Valvata piscinalis,* au moins jusqu'à 2.5 °/₀ (observations personnelles, voir p. 571); *Physa heterostropha, Amnicola limosa* ont leur développement arrêté par le brusque passage dans l'eau à 0.75 °/₀, et s'adaptent au contraire progressivement à une salure de 0.38 °/₀ (²); *Physa fontinalis* peut même supporter jusqu'à 25 °/₀ de sels, si la ponte y est amenée progressivement (³).

f) *Physa acuta* vivant dans une eau thermale à 33°, peut résister à 43°, température supérieure de 8° à celle qui est mortelle (35°) pour les *P. acuta* normaux (⁴); *P. laslei* s'adapte progressivement à des températures élevées, en montant de l'eau moins chaude à l'eau plus chaude (⁵).

---

(1) Pelseneer, *L'origine des animaux d'eau douce.* (Bull. Acad. Sci. Belg., 1905, p. 716, [1906].)

(2) Kofoid, *On the early Development of* Limax. (Bull. Mus. compar. Zool., vol. XXVII, 1895, p. 105.)

(3) Wierzejski, *Embryologie von* Physa fontinalis *L.* (Zeitschr. wiss. Zool., Bd LXXXIII, 1905, p. 514.)

(4) Dubalen, *Note sur les Mollusques qui vivent dans les sources chaudes de Dax.* (Actes Soc. Linn. Bordeaux. Comptes rendus des séances, t. XXIX, 1873, p. iv.)

(5) Rajat et Péju, *Relations entre la variation de forme et de taille des Mollusques aquatiques et la température du milieu ambiant.* (Comptes rendus Assoc. franç. Avanc. Sci., [session de Lyon], t. XXXV, 1907, p. 563.)

En résumé, on peut constater une lenteur générale de l'adaptation des individus au milieu; mais progressivement, cette adaptation se fait même à des conditions différant grandement de celles du milieu primitivement habité; pour les adultes, les embryons et les œufs, il se produit une sorte d' « entraînement ». La chose a été observée dans la nature et elle a été confirmée par de nombreuses constatations expérimentales.

β. Dans la vie de l'espèce : *a*) Les organes dont le fonctionnement est réduit ou supprimé par les conditions de milieu ne disparaissent pas brusquement : ils se « rudimentent » lentement, avec le temps, et leurs rudiments persistent longtemps. Les organes rudimentaires sont ainsi une preuve qu'il faut un nombre suffisant de générations pour qu'une particularité de ce milieu extérieur détermine sur une espèce organique une modification profonde de cette nature (1); ils font donc voir que ce n'est pas par une évolution brusque que des caractères disparaissent : on peut en prendre comme exemple le rudiment de branchie cténidiale persistant encore aujourd'hui chez l'adulte de certains Prosobranches aériens : *Cerithidea* et *Cremnoconchus* (2). L'ontogénie individuelle apporte d'ailleurs la confirmation de cette disparition progressive dans la phylogénie; par exemple, le velum rudimentaire de *Purpura lapillus* s'atténue peu à peu jusqu'à disparaître totalement pendant la vie embryonnaire (3); la cavité résultant de l'invagination cérébrale des Pulmonés

(1) Darwin avait reconnu jadis et maintes fois exprimé, pour divers êtres vivants, que les « animaux et plantes s'acclimatent *peu à peu* » (*La variation des animaux et des plantes*, t. II, p. 377) et que la modification ne se manifeste qu'après « plusieurs générations » (*ibid.*, t. II, p. 277); de même, Vernon dit : « The adaptation of the second generation to the environment will be from this cause (cumulative effect) still further increased ». (*Variation in Animals and Plants*. London, 1903, p. 390.)

(2) Pelseneer, *Prosobranches aériens et Pulmonés branchifères*. (Arch. de Biol., t. XIV, 1895, pp. 354 et 357, pl. XIV, fig. 8.)

(3) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., pl. X, fig. 6, 7 et 8.)

disparaît progressivement peu de jours après l'éclosion chez *Helix aspersa* (¹), *Limax maximus* (²), etc.

b) Réciproquement, un organe ou caractère ne se constitue et n'apparait pas brusquement; il s'acquiert lentement, aux dépens d'éléments préexistants. Le velum des larves nageuses, par exemple, s'accroît avec la durée de la vie larvaire, c'est-à-dire avec la durée de l'action du milieu « pélagique » (p. 457 : larves dites *Sinusigera*, *Mac Gillivrayia*) (³).

c) Les espèces littorales, plus « entraînées » aux variations de salure, supportent plus facilement la dessalure de l'eau de mer (tant adultes que larves) (p. 567).

d) Les *Physa* s'adaptent progressivement à des températures élevées, par exemple *P. laslei*, en montant de l'eau moins chaude à l'eau plus chaude (⁴).

e) Ces mêmes *Physa* montrent une réduction progressive de taille par la durée plus longue de leur exposition à une température élevée (⁵).

(¹) PELSENEER, *Études sur des Gastropodes Pulmonés*. (MÉM. ACAD. BELG., t. LIV, 1901, p. 33.)

(²) HENCHMAN, *The origin and development of the central nervous system in* Limax maximus. (BULL. MUS. COMPAR. ZOOL., vol. XX, 1890, pp. 195 et 200.)

(³) On n'a jamais songé, jusqu'ici, à comparer entre elles les durées des vies larvaires des Mollusques à velum différemment développé. Voici les quelques notions que l'on possède à ce sujet; on verra qu'il n'y a pas une simple coïncidence partielle, mais un rapport *régulier et constant* entre la durée de la vie larvaire et la saillie et la grandeur du velum : *Ischnochiton magdalenensis* (simple cercle cilié) : un quart d'heure à une heure [HEATH]; *Trochus* (velum à peine saillant) : 3 jours [ROBERT]; *Littorina littorea* (velum saillant) : au moins une semaine [CAULLERY et PELSENEER]; *Nassa obsoleta* (velum étendu) : environ 9 jours [DIMON]; Nudibranches : *Doris bilamellata*, *Tritonia* (velum bien développé) : plus d'un mois [PELSENEER]; quant aux larves eupélagiques, connues sous le nom de *Mac Gillivrayia* et de *Sinusigera*, avec de grands velums profondément découpés, leur organisation très avancée et le nombre de tours de leur coquille montrent qu'elles sont âgées et que leur vie larvaire a été *extrêmement longue*.

(⁴) RAJAT et PÉJU. *Relations entre les variations de forme et de taille des Mollusques aquatiques et la température du milieu ambiant*. (COMPTES RENDUS ASSOC. FRANÇ. AVANC. SCI., [session de Lyon], t. XXXV, 1907, p. 563.)

(⁵) *Ibid.*

f) *Purpura lapillus* et *Littorina rudis* (espèces très sédentaires et sans larve nageuse) de la zone supralittorale (plus exposés à la dessiccation) résistent mieux à la sécheresse que les individus intercotidaux des mêmes espèces ([1]).

g) Les espèces désertiques de Pulmonés terrestres résistent mieux que toute autre espèce aérienne à la déshydratation; elles sont plus longuement préparées et entraînées (voir p. 536).

C. Lorsqu'il y a réversion après modification morphologique, c'est avec lenteur; ainsi : *a*) Une « forme » *raphidia* (Bourguignat) du *Limnaea stagnalis,* un an après qu'on l'eut rencontrée, se présente sous un aspect intermédiaire entre *L.* « *raphidia* » et *L. stagnalis* typique et ne revient à ce dernier que la troisième année ([2]).

b) La variété *involuta* du *Limnaea peregra,* après *plusieurs* générations en captivité reconstitue la forme *peregra* typique ([3]).

c) Les formes *abyssicola* Brot de *Limnaea palustris,* et *profunda* Clessin de *L. peregra (ovata),* à la première génération provenant de pontes écloses en aquarium (donc dans des conditions littorales), « présentent une tendance très marquée au retour à l'espèce type », c'est-à-dire n'y retournent *pas brusquement* non plus ([4]).

([1]) Colgan, *Notes on the adaptability of certain littoral Molluscs.* (Irish Naturalist, July 1910, p. 131.)

([2]) Locard, *L'influence du milieu sur le développement des Mollusques.* (Loc. cit., p. 106.)

([3]) More, Limnaea involuta *probably a variety of* Limnaea peregra. (Zoologist, 1889, p. 154.)

([4]) Roszkowski, *Notes sur les Limnées de la faune profonde du lac Léman.* (Zool. Anz., Bd XL, 1912, p. 379); et *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (Rev. suisse de Zool., t. XXII, 1914, p. 494 [*L. abyssicola* « montre une tendance accentuée » à revenir à la forme type de *L. palustris*].)

d) *Physa acuta* avait vu sa taille réduite par l'action des eaux chaudes d'un puits artésien à Rochefort; les eaux chaudes cessèrent un jour de se déverser dans le bassin où vivaient les individus de cette espèce; on a constaté depuis « que leurs dimensions se sont un peu accrues et qu'elles semblent perdre cet aspect de rachitisme si frappant chez celles qui vivaient dans l'eau chaude (1) ».

Ce n'est donc que *progressivement* que ces diverses espèces purent se désadapter.

D. Les facteurs continus de variation exercent, grâce à la durée, un effet cumulatif, non seulement pendant la vie individuelle (comme pour le cas des *Patella*, *Anomia*, etc., ci-dessus, p. 611), mais dans la suite des générations, en orientant les variations et en produisant ces variations de sens déterminé ou « orthogénétiques », dont l'existence est si fréquente (voir IIe partie, pp. 385 et 389).

Ce sont, en effet, les stimulants du monde extérieur qui déterminent le fonctionnement des organismes. Et ce fonctionnement lui-même détermine des modifications (chimiques ou autres) et des reconstitutions; de sorte que les modifications dans la constitution acquise le sont naturellement par la lente action du milieu sur tout l'organisme depuis sa naissance.

Mais ces causes de variation par l'influence du milieu sont aussi les seules dont l'action soit continue (voir plus haut, pp. 441 et 610) et par suite les seules capables de donner à l'évolution une direction fixe; l'action continue à la seconde génération, sur une espèce déjà influencée pendant la première et ayant transmis à la suivante, la modification qui en résulte : celle-ci est plus grande à la fin de la seconde, et ainsi de suite. De cette manière, par hérédité et par *continuité* de l'action du milieu,

(1) REGELSPERGER, *Déformations remarquables de* Physa acuta *observées à Rochefort-sur-Mer*. (ACTES SOC. LINN. BORDEAUX, t. XXXIX, 1885, p. 7.)

peuvent s'expliquer à la fois, d'une part, les effets cumulatifs (p. 380) et, d'autre part, les variations orientées ou orthogénétiques, ainsi que les relations entre ces deux ordres de faits.

L'observation et l'expérience montrent, au reste, que l'adaptabilité, l'adaptation effective au milieu et la variation continue orientée qui en résulte dans une même localité, augmentent avec le nombre des générations, autrement dit avec la durée du temps; tandis qu'elles montrent rarement, d'une génération à une autre qui la suit *immédiatement*, des différences très sensibles. Des exemples de cette influence de la durée sur la production orientée de variations continues peuvent être pris dans les formes fossiles et subfossiles ou dans les espèces vivantes :

a) L'étude des *Planorbis multiformis* de Steinheim a constitué une gigantesque expérience; et si les auteurs qui les ont étudiés (1) n'ont pas eu en leur pouvoir le déterminisme complet de cette expérience, au moins en possédaient-ils des éléments suffisants pour conclure à l'évolution progressive des formes et à l'action irrécusable du temps dans cette circonstance.

b) Pour les Mollusques marins subfossiles et vivants d'Omori, « the profound changes which taken place in the size and contour of certain species demand time (2) ».

c) Pour divers Pulmonés insulaires, a été aussi reconnue l'influence de la durée dans la production de variations orientées :

1. Chez *Cerion glans* des Bahamas (3).

---

(1) Hilgendorf (1867-1877), Hyatt (1880), Hickling (1913) : IIIe partie, p. 393.

(2) Morse, *Comparison between the ancient and modern Molluscan Fauna of Omori, Japan*. (Mem. Sci. Depart. Univ. Tokio [Extract], 1879, p. 9.)

(3) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion Landschnecken der Bahama-Inseln*. (Loc. cit., 1907, p. 459) — Le même auteur avait déjà manifesté la même façon de voir dans *Ueber die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprincips und Probleme der Artbildung*. Leipzig, 1903, p. 28 : « Die Wirkung gleichbleibender äusserer Factoren sich im Laufe der Generationen verstärken kann, wie ja auch vielfach individuell mit der Zeitdauer die Wirkungen einer Ursache zunehmen ».

2. Chez les *Achatinella* des îles Sandwich, la rapidité de l'évolution dépend de la rapidité de la succession des générations ([1]); dans les *Partula* des îles Tahiti (*P. nodosa*, *P. clara*, *P. otaheitana*, etc.), l'apparition de nouvelles variétés s'est produite dans l'espace d'une trentaine d'années ([2]).

d) Chez *Limnaea megasoma* qui, après trois générations, a montré une variation (nanisme, etc.) plus accentuée qu'après la première ([3]).

e) Chez *Limax cinereo-niger*, après trois générations parthénogénétiques (sans hybridation), un individu blanchâtre a donné des albinos purs ([4]).

f) En sens inverse, on a vu ci-dessus (p. 615), que lorsqu'il y a réversion d'une forme variée vers le type primitif, c'est après plusieurs années que celle-ci est reconstituée (*Limnaea raphidia* redevenant *L. stagnalis*, etc.).

Tout cela n'arriverait pas si les organismes étaient préadaptés (voir plus loin, cette même quatrième partie, V. Préadaptation). Les animaux intolérants sont en effet bien plus nombreux que les tolérants ; et l'on observe de multiples exemples (géologiques et actuels) de disparition brusque par suite de brusque modification dans les conditions du milieu ; ou bien, à défaut de cette disparition (effet mortel) chez des espèces déjà moins intolé-

---

([1]) GULICK, *On Diversity in Evolution under one Set of external Conditions*. (JOURN. LINN. SOC. LONDON [ZOOL.], vol. XI, 1873, p. 504.)

([2]) CRAMPTON, *The Principles of Geographical Distribution as illustrated by Snails of the genus* Partula *inhabiting Southeastern Polynesia*. (VERH. VIII INTERN. ZOOL. KONGR. [GRAZ], 1912, pp. 646 et 647.)

([3]) WHITFIELD, *Description of* Limnaea (Bulimnaea) megasoma, *Say, with an Account of changes produced in the offspring by unfavorable conditions of Life*. (BULL. AMER. MUS. NAT. HIST. NEW-YORK, vol. 1, 1882, p. 36.)

([4]) KÜNCKEL, *Ein bisher unbekannter, grundlegenden Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetztes bei den Nacktschnecken*. (VERH. GES. NATURF. LEIPZIG, Bd LXXXIII [1911], p. 437, 1912.)

rantes, se manifeste par la même cause une « dépaupération » — souvent sous forme de nanisme — par toutes les conditions d'inconfort de diverse nature : température, conditions chimiques, défaut d'espace, etc. (p. 563).

L'influence de la durée se révèle dans le fait que quand il y a changement de milieu, apparaissent d'abord, plus ou moins vite, des races physiologiques, présentant des différences dans des particularités de leur alimentation, de leur reproduction, de leur résistance, etc., sans qu'il y ait aussitôt modification morphologique perceptible ; car celle-ci ne peut apparaître dans l'organe ou dans la forme qu'après modification (et modification suffisamment durable) dans le fonctionnement. On sait en effet combien tout fonctionnement rend un organe plus apte à fonctionner une nouvelle fois *comme précédemment* (p. 603) ; c'est là notamment la source de tous les mouvements instinctifs et réflexes secondaires. Et cette aisance plus grande ne peut provenir que d'une modification laissée dans l'organisme même, par le fonctionnement précédent.

Un exemple typique de variation et de race physiologiques de ce genre se trouve dans les *Physa acuta*, déjà cités des sources chaudes de Dax ; alors que des individus normaux de cette espèce meurent à 35°, ceux qui vivent dans ces sources chaudes à une température de 33° à 35°, meurent seulement à 43° (p. 499) ; c'est là une preuve que dans ces derniers il y a déjà quelque chose de changé dans la constitution du protoplasma, résistant davantage à la coagulation. De sorte que :

a) Avec le temps, les variations d'apparence discontinue s'atténuent ou disparaissent, souvent au cours d'une seule génération ; tandis que

b) Avec le temps, les variations continues, d'abord physiologiques, s'accentuent et peuvent amener finalement une divergence de caractères d'avec la souche et même, dans certains cas, produire une race, une variété ou une espèce distincte.

Il y a donc une condition nécessaire à l'adaptation automatique des organismes à leurs conditions d'existence et à l'acquisition de caractères nouveaux éventuels produits par cette adaptation; c'est la continuité de l'action des facteurs extérieurs, c'est-à-dire leur *durée*.

Divers observateurs, qui sont d'avis que le milieu est sans influence sur l'éclosion de variations, ont remarqué, non sans raison, que dans des espèces qu'ils avaient examinés, l'influence du milieu ne se manifestait pas.

Mais cette absence de manifestation pouvait être due soit :

a) A ce que certaines formes n'ont qu'une variabilité très faible (IIIe partie, p. 427) ; soit

b) Surtout à ce que l'expérience était *insuffisamment prolongée.*

Il faut par conséquent se garder, d'après une expérience de durée insuffisante, de nier l'influence des facteurs extrinsèques et des conditions de milieu sur la modification des espèces. Car le plus souvent, la variation ne se produit qu'après accumulation de l'effet, et en outre elle ne peut nous être perceptible avant un certain degré de modification morphologique.

Parmi les conditions qui favoriseront la rapidité du changement et l'apparition de variations se trouvent donc :

1° La succession rapide des générations (plutôt que le temps absolu).

2° L'action effective du milieu dès un âge très précoce de la vie individuelle.

A. Pour ce qui concerne la première condition, elle a déjà été constatée par divers auteurs ayant examiné la question chez les Mollusques; pour les *Achatinella* des îles Sandwich (1);

(1) Gulick, *On Diversity in Evolution under one Set of external Conditions.* (Loc. cit., p. 504.)

pour des Pulmonés terrestres du genre *Helix* (¹); pour les Mollusques en général (²); à propos de *Planorbis multiformis* (³).

B. Plus tôt une variation apparaît dans l'ontogénie, plus profondément elle est empreinte.

A propos de ce dernier point, la question se pose de savoir si, parmi les variations « congénitales » (voir IIe partie, p. 395), il en est qui soient vraiment indépendantes de l'action directe de facteurs extérieurs ou du milieu.

On a rencontré ci-dessus (dans cette même IVe partie) de nombreux exemples d'actions variées des facteurs extérieurs, tant sur des œufs et des embryons que sur des adultes. Il y a d'ailleurs impossibilité de séparer œuf, embryon, jeune et adulte; car il n'y a pas entre eux de discontinuité; ils présentent la même constitution spécifique et le même pouvoir réactionnel; et l'influence du milieu ne commence pas brusquement à un moment déterminé. Il y a même, d'une façon générale, une adaptabilité plus grande des états jeunes, à l'action des facteurs extérieurs (voir Ve partie, Hérédité, I, 7, Influence de la durée, et IIIe partie, p. 424).

Et quand toute une série d'œufs se développent dans des conditions *en apparence identiques*, beaucoup diffèrent cependant l'un de l'autre, quant à la position, la pression (compression mutuelle, espace disponible, etc.), l'éclairage, l'aération, et ainsi de suite.

(¹) Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (Loc. cit., p. 185 [la fixité d'un caractère étant proportionnelle à son ancienneté].)

(²) Sykes, *Variation in Mollusca*. (Proc. Malacol. Soc. London, vol. VI, 1905, p. 253 : « Generations of Molluscs succeeds one another very quickly, and change of surroundings is liable to have a speedy effect ».)

(³) Hyatt, *The genesis of the tertiary species of* Planorbis *at Steinheim*. (Anniv. Mem., Boston Soc. Nat. Hist., 1880, p. 27 [un caractère héréditaire dû à une cause physique ou autre, normale ou anormale, apparaît dans la génération suivante plus tôt que quand il s'est renrontré la première fois dans les ancêtres : il « s'ancre » donc avec le nombre de générations].)

Pour ce qui est même des variations d'apparence discontinue et des « anomalies », on ne peut davantage affirmer à priori qu'elles existent avant la fécondation; car dans tous les cas où l'on a expérimenté, on a vu ces anomalies résulter d'une perturbation survenue *après la fécondation*, dans le cours du développement, sur l'embryon d'abord parfaitement régulier et normal (par exemple : les monstres doubles de Gastropodes soudés par compression mutuelle, dans une coque à deux ou plusieurs œufs, sans qu'il s'en produise dans d'autres coques de la même ponte).

A cette question de savoir si les facteurs extérieurs sont vraiment sans action avant la « naissance », l'expérience permet donc de répondre négativement, d'après les cas connus.

A l'exemple des monstres doubles de *Limnaea* et de *Physa* (p. 314), on peut ajouter encore celui des *Littorina rudis* irrégulièrement enroulés ou même déroulés, par suite de la présence de parasites dans l'oviducte maternel (p. 581); *Limnaea megasoma* nés petits, allongés et à glandes génitales modifiées, par suite du confinement dans un espace réduit pendant plusieurs générations (p. 562), etc.

Enfin, à propos de ce deuxième point (action de facteurs extérieurs depuis un âge très précoce), on pourrait se demander encore si l'action prolongée du milieu est favorisée par une naissance très précoce, en d'autres termes si la variabilité est moindre dans les formes à éclosion tardive (qui naissent pareilles à l'adulte : incubatrices ou achevant leur développement entier dans l'œuf, etc.) que dans celles à larves errantes et à éclosion précoce.

A première vue, cela ne semble guère. Ainsi dans des genres à espèces incubatrices à côté d'espèces à larve libre, on voit *Ostrea edulis* aussi variable que *O. angulata*, bien que ce dernier soit ovipare, à éclosion très précoce, et le premier, incubateur; chez *Littorina littorea* (à larve libre), la variabilité n'est guère plus grande que dans *L. rudis*, incubateur; *Purpura*

haemastoma, à larve libre, n'a pas révélé une plus grande variabilité que *P. lapillus*, qui éclôt tardivement avec la forme de l'adulte; les *Paludina* vivipares paraissent aussi variables que les espèces ovipares voisines, et il en est de même pour la généralité des Pulmonés vivipares; les *Melania* vivipares varient sensiblement autant que les *Io* proches parents, à larves libres, etc.

On a vu d'ailleurs que même incubés ou conservés longtemps dans l'œuf, les embryons ne sont pas à l'abri des causes extérieures de variation et que l'action de la température, de la salinité, etc., s'exerce au travers de la coque des œufs.

Mais nos connaissances sur ces questions sont encore fragmentaires, et il n'est pas impossible qu'il y ait moins de variabilité de l'adulte, chez ceux-là qui passent un temps plus ou moins long, comme embryon ou larve, dans un milieu différent de celui où vivent les adultes; par exemple pour des formes parasites internes, à larve libre, telles que *Entoconcha*, *Enteroxenos*, etc.; des modifications acquises à l'état larvaire peuvent être sans influence sur les autres phases (modifications du velum ou d'autres organes non permanents).

Les causes extérieures de variations brusques sont, comme on l'a vu, elles-mêmes brusques ou *de courte durée* (p. 604), et incapables, par suite, d'impressionner profondément les organismes; tandis que les causes extérieures de variations continues sont elles-mêmes *continues*, et justement pour cela, seules capables de produire un effet cumulatif et une impression profonde dans l'organisation.

C'est ainsi qu'une variation continue est d'autant mieux marquée qu'elle a commencé à se constituer plus tôt, et non pas simplement parce qu'elle a apparu brusquement d'une façon très précoce; car on vient de voir que des variations congénitales, amenées par une action brusque, disparaissent fréquemment de très bonne heure.

Cet effet de la durée dans les variations continues s'explique :

1° Parce que les stades jeunes sont plus variables (étant plus plastiques : voir IIIe partie, p. 424, et IVe partie, p. 478) ; et l'action du milieu est d'autant plus puissante qu'elle opère conséquemment sur des phases moins avancées.

2° Parce que la modification n'est d'abord que physiologique, tout fonctionnement influant sur le fonctionnement ultérieur (1). Tout fonctionnement rend en effet l'organe plus apte à fonctionner une nouvelle fois comme précédemment. La répétition du stimulant et de l'acte — donc la multiplication du fonctionnement — rend l'acte plus aisé ; la répétition de processus semblables en améliore ainsi le rendement, en le facilitant et en l'augmentant ; et ce changement dans le fonctionnement ne retentit qu'*à la longue* sur l'organe lui-même, en y produisant des modifications, qui constituent la variation morphologique, conséquence de la variation physiologique préalable. Par là apparaît l'influence de la durée ou du temps dans la production des variations continues.

IV. — Variations concordantes et variations discordantes.

1. — Variations concordantes

1° Dans des espèces différentes. — On constate fréquemment que diverses espèces, dans un même milieu, — conséquemment soumises à l'action de certains facteurs identiques, — manifestent des variations analogues ou correspondantes ; ce sont les

(1) Il en est ainsi pour les organismes et pour les corps inorganisés : relèvement du 0 dans les thermomètres ; magnétisme remanent dans le noyau de fer des électro-aimants qui servent, etc. — C'est au point que pour prévoir les phénomènes dans leur durée et leurs voies, on est obligé de connaître — au moins pour un certain intervalle de temps immédiatement antérieur — l'histoire de l' « élément actif ».

variations « parallèles » de Darwin (1). Et lorsque la modification parallèle se produit sur des formes de groupes assez distincts d'origine, en les rendant extérieurement assez semblables par certains caractères, c'est le phénomène bien connu de convergence. Dans les deux cas, une même cause de variation affecte pareillement diverses formes plus ou moins différentes ; les exemples en sont abondants parmi les Mollusques :

a) Coquilles albiniques de diverses espèces dans une même localité : Environs de Lewes, 19 espèces ; Hele Bay (Ilfracombe), 3 espèces ; Hastières, 5 espèces (p. 468).

b) Coquilles noires des Mollusques marins de la côte ouest de l'Amérique méridionale (p. 468).

c) *Cypraea* néo-calédoniens, de multiples espèces, fréquemment allongés, anormalement épaissis et à extrémités rostrées (2).

d) Chitonides à séries évolutives orthogénétiques parallèles (3).

e) Divers Pulmonés terrestres de France, où certains cas de physionomie spéciale propre à une espèce se retrouvent dans les autres espèces de la même station, de sorte qu'on peut raisonnablement attribuer leur production à l'influence du milieu (4).

f) Variations parallèles de *Cerion glans varium* et de *C. glans cinereum* (5).

---

(1) Darwin, *De l'origine des espèces,* trad. Royer, p. 193.

(2) Jousseaume, *Bull. Soc. Zool. France,* 1882, p. 307. — Dautzenberg, *Journ. de Conch.,* t. LIV, 1906, p. 263.

(3) Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen.* Theil C. (Zool. Jahrb., Suppl. Bd V, 1901, p. 352.)

(4) Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* (Loc. cit., passim.)

(5) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion Landschnecken der Bahama-Inseln.* (Loc. cit., p. 448.)

g) Gastropodes du district lacustre desséché (Utah, Nevada, Californie), devenant unanimement plissés (¹).

h) Forme conique plus ou moins aplatie de *Patella* (Streptoneure) et de *Siphonaria* (Pulmoné), vivant dans les mêmes conditions (brisants marins); forme nue et ovoïde de *Doris* (Nudibranche) et de *Oncidium* (Pulmoné), tous deux marins littoraux.

i) La sécheresse est la cause commune de réduction de la taille dans les diverses espèces de *Lucidella (L. granulosa, L. aureola)* (²).

j) Les divers étages géologiques montrent de multiples exemples de Mollusques fossiles se trouvant dans le même cas, c'est-à-dire ayant subi des modifications de même nature, sous l'influence de semblables conditions de milieux : des erreurs dans les relations phylogénétiques opposées ont même parfois été dues à ces convergences (³); des exemples typiques de ces modifications parallèles se trouvent dans :

1. *Paludina*, *Melanopsis* et *Neritina* carénés de Cos (p. 393).

2. Modification correspondante dans les *Mactra, Dreissensia (Congeria)* et *Cardium* des dépôts d'eau saumâtre entre le Miocène et le Pliocène : sinus palléal plus grand que de coutume chez *Mactra,* commencement de sinus dans *Dreissensia* et *Cardium,* où normalement il n'y en a pas (⁴).

(¹) Dall, *Insular Landshell Faunas especially as illustrated by the data obtained by G. Baur in the Galapagos Islands.* (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelhia, 1896, p. 408.)

(²) Brown, *Variation in two species of* Lucidella *from Jamaica.* (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. LXV, 1913, p. 17.)

(³) Philippi, *Einige Fehlerquellen auf dem Gebiete der phylogenischen Erkenntniss.* (Sitzungsber. Naturforsch. Gesellsch. Berlin, 1889, pp. 87-90.)

(⁴) Fontannes, *Sur certaines corrélations entre les modifications qu'éprouvent des espèces de genres différents soumis aux mêmes influences.* (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CIII, 1886, p. 1022.)

3. *Tapes* et *Mactra* néogènes de Roumanie (¹) et *Unio bielzi* et *Limnocardium cucestiense* convergeant par leurs crochets saillants et leurs grosses dents cardinales antérieures (p. 469).

k) Ce sont naturellement plutôt des cas exceptionnels, que ceux où un très grand nombre de formes différentes sont pareillement modifiées toutes ensemble par un même facteur; car toutes les espèces ne sont pas toujours également modifiables ou plastiques (voir IIIe partie, p. 426). Il y a cependant des exemples de convergence très étendue :

1. Dans les parasites de divers embranchements;

2. Dans les animaux pélagiques des différents phylums.

Quoi qu'il en soit, cette fréquence des variations concordantes observée dans des cas si variés, sont des preuves de l'action *spécifique* des facteurs extérieurs du milieu (p. 479).

2° Dans une même espèce. — On doit placer également ici les cas de variation « concordante » amenée dans une même espèce par deux facteurs opposés ou supposés tels, c'est-à-dire où le même effet est engendré par des facteurs en apparence différents : en réalité, ce sont alors les deux extrêmes d'un même facteur également écartés de l'optimum, lequel seul favorise le développement normal (croissance, obtention de la taille habituelle de l'animal et de sa coquille, épaisseur ordinaire de celle-ci, etc.). Il y a ainsi variations concordantes ou mieux « d'apparence concordante », quand l'excès ou le défaut d'un agent extérieur se traduit par des effets analogues ou d'apparence analogue :

a) Une température trop élevée ou trop basse (chaleur extrême ou froid extrême) sont un égal obstacle au développement embryonnaire (voir plus haut, p. 512) et à la croissance (p. 515).

(¹) Fontannes, *Contributions à la faune malacologique des terrains néogènes de la Roumanie.* (Ann. Mus. Lyon, t. IV, 1886.)

b) Elles sont aussi un égal obstacle à l'acquisition de l'épaisseur normale de la coquille : Les *Limnaea peregra* des sources chaudes (var. *thermalis*) ou des sources froides (var. *glacialis*) sont également minces ([1]).

c) Des températures élevées ou des températures basses, chez des formes eurythermes, peuvent produire également le nanisme : Pour *Limnaea peregra* ci-dessus, les variétés *thermalis* et *glacialis* sont également petites ; *L. truncatula* est représenté par sa « même » forme (*minuta*) dans les eaux froides de montagne et dans les eaux thermales d'Islande ; en le constatant, on avait même conclu à la « faible influence des différences de température ([2]) ». Or, cela démontre simplement l'influence *identique* des températures extrêmes : puisqu'elles ont toutes deux pour résultat la réduction de la taille ou le nanisme.

d) L'excès ou le défaut de salure peut aussi produire ce nanisme chez les espèces marines euryhalines (voir plus haut, p. 572 : *Neritina virginea*, *Littorina rudis* et *Cardium edule*).

e) Cet excès ou ce défaut de salure peut encore déterminer l'allongement de la forme de la coquille chez *Cardium edule* (p. 572).

f) L'excès ou le défaut de calcaire a pour conséquence la minceur des coquilles de Najades (p. 573).

g) Les très hautes ou très basses températures produisent également l'engourdissement des Pulmonés (respectivement estivation et hibernation).

([1]) TAYLOR, *Journ. of Conch.*, vol. VI, p. 284 ; et *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 76.
([2]) HEYNEMANN, *Ueber Veränderlichkeit der Molluskenschale.* (BERICHT SENKENB. NAT. GESELLSCH., 1869-1870, p. 137.)

2. — Variations « discordantes ».

1° Des cas se sont présentés où il semble que les mêmes facteurs du milieu n'agissent pas de la même façon sur différentes espèces qui y sont soumises; et il y aurait même des formes spécifiques assez voisines qui ne seraient pas affectées de la même manière par un environnement semblable.

Darwin avait déjà constaté de ces modifications dissemblables sous des conditions *à peu près analogues* (1) ; mais cette analogie incomplète suffit à conserver des différences aux deux milieux comparés, et dès lors, des modifications dissemblables qui en résulteraient ne seraient nullement en désaccord avec ce qui a été constaté jusqu'ici relativement à l'action des facteurs extérieurs.

Comme il a été rappelé plus haut (p. 437), à propos de l'extraordinaire variété des *Achatinella* des îles Sandwich, on a attribué aux diverses vallées qu'ils habitent les mêmes conditions de milieu (2); mais ainsi que Wallace l'a fait remarquer non sans raison (voir plus haut, p. 438), ce qui *nous semble* pareil ou identique, peut ne pas l'être pour des Pulmonés.

On a constaté aussi (p. 427) que chez deux espèces plus ou moins voisines : *Paludina proteus* et *P. longinqua*, les mêmes conditions n'agissent pas semblablement. Mais il est impossible que tous les organismes soient également modifiables (voir IIIe partie, p. 430); la première des deux l'est ici à l'extrême, d'où son nom spécifique *(proteus)*, mais les deux formes n'offrent pas également prise aux causes modificatrices. Les formes les plus tolérantes sont plus susceptibles de variations diverses : ce sont les moins spécialisées (IIIe partie, III, p. 431) et vraisemblablement les plus voisines de la souche de leur genre.

---

(1) Darwin, *La variation des animaux et des plantes*, t. II, p. 309.

(2) Gulick, *On Diversity of Evolution under one set of External Conditions.* (Journ. Linn. Soc. London [Zool.], vol. XI, 1872, p. 498); et *Divergence under the same environment as seen in the Hawaïan snails.* (Amer. Natur., vol. XXXVIII, 1904.)

Au reste, ce ne sont pas seulement certaines formes dans un genre qui peuvent varier plus que d'autres du même genre; un genre entier peut être plus variable qu'un autre, tant parmi les fossiles que parmi les actuels. Ainsi il a été constaté que les *Cerion* actuels ont une variabilité dont les autres Pulmonés n'approchent pas (îles Bahama) (1); et parmi les Gastropodes fossiles, dans un même niveau (Pliocène), *Fulgur* varie beaucoup, tandis que *Strombus*, etc., ne varie pas (2); et l'on pourrait beaucoup multiplier les exemples. Car il en est ici comme pour les espèces; et il y a des genres moins spécialisés qui ont conservé un patrimoine variable plus vaste et qui sont plus susceptibles de s'adapter à des conditions plus diverses.

Donc les apparentes discordances dans les effets du milieu peuvent être dues :

a) A ce que des milieux analogues ne sont pas identiques.

b) A ce que toutes les formes ne sont pas également variables.

2° D'autre part, on a vu des cas où sur des espèces différentes, ou encore au sein d'une même espèce, des facteurs différents — ou supposés tels — ont amené des variations semblables.

a) Dans le premier cas (espèces différentes), on a considéré comme milieux différents des milieux qui n'étaient pas semblables par *tous* leurs caractères; mais il n'était pas du tout démontré que, parmi les facteurs multiples des deux milieux considérés, il n'en est pas d'identiques, cause des mêmes effets.

Ainsi, la blancheur de la coquille a été attribuée à la nature chimique du sol pour des espèces terrestres calcicoles, et aux

---

(1) Plate, *Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln.* (Verh. deutsch. Zool. Gesellsch., 1906, p. 131.)

(2) Leidy, *Remarks on the nature of organic species.* (Trans. Wagner free Inst. of Sci. [Philadelphia], 1889, p. 53.)

qualités physiques du sol et de l'environnement pour des espèces terrestres xérophiles (recherchant la sécheresse) (1); mais il n'avait pas été noté en même temps, de part et d'autre, l'intensité de l'énergie rayonnante (lumière et chaleur).

b) Dans le second cas (pour une même espèce), il a été établi plus haut (p. 628) que des facteurs « différents » produisant des variations semblables, n'étaient eux-mêmes que les extrêmes d'un *même* facteur. Pour un autre exemple, *Helix pulchella*, la variation *costata* a été attribuée par certains à l'humidité, par d'autres aussi bien à la sécheresse (2); mais il n'a pas été recherché si un autre facteur commun aux deux sortes de stations n'était pas la cause effective de la susdite variation; de même pour la variation *alpestris* de *H. arbustorum*, présente aussi bien dans une région basse, marécageuse, à Hoddesdon, que dans les régions montagneuses, etc.

V. — Préadaptation.

Les organismes ne varient pas tous, ni toujours, d'une façon purement passive; c'est-à dire que ce ne sont pas, dans tous les cas, des conditions nouvelles qui « viennent » les trouver, par suite d'un changement plus ou moins brusque dans le milieu qui les environne. Ce sont eux également qui peuvent, par suite de déplacements plus ou moins rapides, mais nécessairement progressifs, changer activement de milieu et se trouver ainsi soumis à des conditions nouvelles, différentes des conditions précédentes.

Mais les organismes ne sont pas tous également plastiques, pas tous également adaptables ou également capables de toutes

(1) Strobel, *Essai d'une distribution orographico-géographique des Mollusques terrestres dans la Lombardie.* (Mem. Accad. Sci. Torino, 1857, pp. 49 et 50.)
(2) Cooke, *Molluscs.* (Cambridge Natural History, vol. III, p. 88.)

les adaptations diverses; et même chacun d'eux n'est pas susceptible des mêmes adaptations que d'autres (voir III[e] partie : Limitation de la variabilité, p. 432) ; les êtres très spécialisés ne sont plus guère adaptables à des conditions très différentes; ceux-là, au contraire, qui sont moins différenciés, sont plus tolérants, supportent le mieux ces changements de milieu, s'y adaptent plus facilement et plus ou moins rapidement; et ceux-là, relativement aux autres, *paraissent* « préadaptés ».

On est ainsi porté assez souvent à considérer comme « préadaptées » des formes simplement tolérantes, c'est-à-dire qui supportent plus aisément que les autres un second milieu assez différent de l'originel. Au surplus, lorsque de nouvelles conditions de milieu surgissent, ce sont nécessairement les organismes dont l'organisation se rapproche le plus de celle qui est immédiatement adaptable à ces conditions, qui seront le mieux conservés et qui sembleront préadaptés.

Il est évident, enfin, que si des animaux peuvent s'adapter à de nouvelles conditions d'existence, c'est parce que leurs parties préexistantes le permettent. Il y aura donc, pour tout milieu déterminé, des organismes qui sont, *par avance*, adaptables et d'autres, inadaptables; mais la confusion n'est pas possible ici, car préadaptable n'est nullement préadapté !

En réalité, il n'y a pas d'organismes préadaptés à des conditions autres que celles auxquelles ils sont provisoirement adaptés. Il n'y a pas de préadaptation au sens propre, absolu, du mot adaptation, antérieure au séjour dans le milieu nouveau; car si des organismes étaient préadaptés, ils pourraient être *brusquement* acclimatés à un nouveau milieu tout à fait différent, ce qui est contraire à l'expérience générale chez les Mollusques; on y a vu, en effet, l'adaptation ne se faire que lentement, à la température, à la dessalure, etc. (pp. 611 et suiv., IV[e] partie, III. Rôle de la durée).

Et de quelque ordre que soit la différence de leurs deux sortes de conditions d'existence successives, le changement entraîne

fatalement des modifications dans certains fonctionnements, et certaines fonctions modifiées déterminent inévitablement des différences dans la constitution morphologique. Il n'est donc pas permis de dire que jamais un organisme soit préadapté à des conditions de milieu nouvelles.

D'ailleurs aucune preuve formelle n'a été apportée à l'appui de la doctrine de la préadaptation; ou bien, quand un « exemple » en a été indiqué, il tombe à faux, comme l'hérésie ci-après d'après laquelle sont préadaptés au parasitisme les Gastropodes sans radula, voisins de *Eulima* qui, *sans radula, n'est pas parasite!* (1).

Comme les autres Gastropodes à coquille, les *Eulima* ont été décrits par des conchyliologistes; et la plupart d'entre eux ont été recueillis à l'état de coquilles vides, au bord de la mer ou dragués dans le même état, sur des fonds coquilliers, tout comme la majorité des *Odostomia*, *Stilifer*, etc. De sorte que, à priori, on ne pouvait rien affirmer de leur régime.

Malgré cela, on en a dit « *Eulima* are not parasitic (2) »; « species of *Eulima* (e. g. *polita*) known to be not parasitic (3) »; et que les Eulimes parasites sont rares (4).

Or, sur la quinzaine d'espèces de *Eulima* qui ont été trouvées vivantes, *en place*, il n'en est *pas une seule* qui ne soit parasite (voir ci-après leur liste); et cela est d'autant plus net, que pour toutes encore, ce substratum naturel est un Échinoderme vivant. Il est donc vraisemblable que toutes les espèces de ce genre sont parasites internes ou externes (bien que moins profondément fixés que les *Stilifer*, etc.), aussi bien que les

---

(1) DAVENPORT, *The animal Ecology of the Cold Spring Sand Spit with remarks on the theory of adaptation.* (DECENN. PUBLIC. UNIV. CHICAGO, vol. X, 1903, p. 157.)

(2) JEFFREYS, *British Conchology* vol. IV, p. 180.

(3) COOKE, *Molluscs*, p. 80.

(4) NIERSTRASZ, *Die parasitischen Gastropoden.* (ERGEBN. UND FORTSCHR. D. ZOOL., Bd III, 1913, p. 545 : trois espèces seulement sont citées [p. 536].)

autres Gastropodes sans radula, du même groupe (Gymnoglossa). Tel est le cas pour la série des formes que voici :

1. *Eulima sp.*, dans l'estomac d'une Holothurie, îles Fidji ([1]).

2. *E. sp.*, libre dans une Holothurie des Philippines ([2]).

3. *E. sp.*, fixé sur la peau d'une Holothurie des Philippines ([3]).

4. *Plusieurs* espèces sur des Astéries des Philippines ([4]).

5. Une même espèce parasitant plusieurs hôtes : *E. distorta* ;

α. Dans *Holothuria intestinalis* (Norvège) ([5]).

β. D'une façon constante sur *Echinus esculentus*, souvent par 4 ou 5 (Madère) ([6]).

γ. Sur *Strongylocentrotus* (probablement *lividus*) (Rovigno, Adriatique) ([7]).

6. *E. sp.*, sur des Astéries (Nouvelle-Calédonie) ([8]).

7. *E. ptilocrinicola*, sur *Ptilocrinus pinnatus* (Pacifique N.-E.) ([9]).

8. *E. capillastericola*, sur *Capillaster multiradiatus* (Singapour) ([10]).

([1]) Cuming, fide Steenstrup, in Müller, *Ueber* Synapta digitata *und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien.* Berlin, 1852, p. 29.

([2]) Semper, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere,* t. II, p. 187, fig. 95 *a*.

([3]) *Ibid.*, p. 187, fig. 95 *b*.

([4]) *Ibid.*, t. II, p. 186.

([5]) M. Sars, fide Marshall, *Journ. of Conch.*, vol. XV, 1917, p. 199.

([6]) Watson, *Report on the Scaphopoda and Gastropoda.* (Zool. Challenger Expedit., part XLII, 1886, p. 507.)

([7]) Odhner, *Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno.* (Zool. Anz., Bd XLIV, 1914, p. 168.)

([8]) Marie, fide Fischer, *Manuel de Conchyliologie,* p. 782.

([9]) Bartsch, *A new parasitic Mollusk of the genus* Eulima. (Proc. U. S. nat. Mus., vol. XXXII, 1907, p. 555.)

([10]) Bartsch, Eulima capillastericola, *nov. sp.* (Vid. Meddel. f. Naturhist. Foren. Copenhague, 1910, p. 196.)

9. *E. equestris*, sur *Stellaster equestris* (océan Indien) ([1]).

10. *E. munita*, sur *Goniocidaris tubaria* (Australie du Sud ([2]).

11. *E. subulata*; c'est encore un *Eulima* parasite que le « *Stylina (Stilifer) comatulicola* » ([3]). En effet, cette forme, que j'ai pu examiner moi-même, diffère des *Stilifer* ou *Stylina* par l'absence de pseudopallium et par la présence d'yeux et d'opercule; de *Mucronalia*, par l'absence du sommet mucroné; et elle a tous les caractères coquilliers et anatomiques de *Eulima*. C'est très certainement le parasite déjà signalé autrefois sous le nom de « *Melania cambessedesi* », fixé par son « pied » (trompe) sur *Comatula* ([4]), laquelle espèce est *E. subulata* Donovan (non *Stilifer subulatus* Broderip), du sous-genre *Leiostraca* ou *Subularia*.

12. *E. oleacea*, parasite d'une Holothurie *(Thyone briareus)* du Vineyard Sound (États-Unis) ([5]).

13. *E. acicula* (« *Stilifer acicula* » Gould), parasites des Holothuries (Fidji), est aussi un *Eulima* ([6]) et n'a d'ailleurs pas de pseudopallium.

([1]) KOEHLER et VANEY, *Nouvelles formes de Gastéropodes parasites*. (BULL. SCI. FRANCE ET BELGIQUE, t. XLVI, 1912, p. 205.)

([2]) HEDLEY, *Report on the Mollusca obtained by the F. I. S. « Endeavour », chiefly of Cape Wiles, S. A.* (ZOOL. RES. FISH. EXPER. ENDEAVOUR, COMMONWEALTH OF AUSTRALIA, DEP. OF TRADE AND CUSTOMS, 1911, p. 110.)

([3]) GRAFF, Stylina comatulicola, *ein neuer Schmarotzer der* Comatula mediterranea. (ZEITSCHR. WISS. ZOOL., Bd XXV, suppl. 1875, p. 124 : communication préliminaire, sans figure ni description détaillée, oubliée par VANEY et par NIERSTRASZ, dans leurs revues presque simultanées des Gastropodes parasites.)

([4]) DELLE CHIAJE, *Memorie sulla storia e notomia degli Animali senza vertebre*, t. II, p 134, pl. LXVIII, fig. 16.)

([5]) VERRILL and SMITH, *Report upon the invertebrate Animals of Vineyard Sound and the adjacent waters*. (REP. U. S. FISH. COMM., 1871-1872, [1873].)

([6]) HEDLEY, *The marine Fauna of Queensland*. (AUSTRALASIAN ASSOC. ADVANC. SCIENCE PROC., 1909, p. 360.)

14. *E. (Melanella) commensalis*, sur *Amblypneustes* sp. (¹).

15. *E. exulata* Smith a été dragué (plusieurs individus vivants) à la même station où ont été pris, en même temps, de *nombreux Heureaster hodgsoni* (²); il est peu douteux que celui-là est parasite de celui-ci.

16. *Eulima solitaria*, sur *Holothuria* (Panama) (³).

Si l'on s'en tenait à une indication d'un récent travail, on pourrait repousser d'emblée l'assertion de Davenport : « *Eulima* sans radula et non parasite »; il y est dit, en effet, que *E. polita* possède « une radule avec de nombreuses dents » (⁴), tandis qu'il y est reconnu que *E. distorta* n'en possède point. Mais il n'est donné ni figure ni description de cette radula, qui serait éventuellement si importante pour fixer les relations phylogénétiques des Gymnoglosses; l'auteur dit d'ailleurs, de la forme en question, qu'elle lui a été adressée « sous ce nom » par la station zoologique de Naples; c'est donc qu'il ne se porte pas garant lui-même de la détermination, ce qui est au moins prudent.

Des spécimens authentiques de *E. polita* se sont toujours montrés dépourvus de cet appareil si caractéristique : « We have dissected many of the *E. polita*, but never found in the proboscis or lingual riband the least appearance of spinous processes (⁵) »;

(¹) Tate, *On some australian species of Eulimidae and Pyramidellidae*. (Trans. R. Soc. South Australia, vol. XXII, 1898, p. 28, pl. IV *bis*, fig. 2.)

(²) Smith, *Mollusca*. Part I. *Gastropoda Prosobranchia, Scaphopoda and Pelecypoda*. (Zool. Brit. Antarct. [« Terra Nova »] Exped., vol. II, n° 4, p. 64, station 316.)

(³) C. B. Adams, fide Carpenter, *Report on the present state of our knowledge with regard to the Mollusca of the West Coast of North America*. (Rep. 26th Meet. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1857, p. 274.)

(⁴) Rosen, *Zur Kenntniss der parasitischen Schnecken*. (Lund Univ. Arsskr., [n. f.], Afd. 2, vol. VI, n° 4, 1910, p. 65.)

(⁵) Clark, *A History of the british marine Testaceous Mollusca*, p. 449; le même auteur, parlant du pharynx de cette espèce, dit encore (p. 451) : « without spinous armature ».

et de mon côté, j'ai examiné *E. polita* par dissection et par coupes en série et constaté toujours l'absence complète de radula. Cette absence est d'ailleurs affirmée par tous les ouvrages généraux qui parlent de la question (1). Elle vient d'être mise définitivement hors de doute par de nouvelles observations établissant l'absence complète de mandibules et de radula dans les spécimens examinés (2). C'est-à-dire qu'on peut conclure : 1° que tous les *Eulima* (y compris *E. polita*) sont déjà dépourvus de radula, mais 2° que tous les *Eulima* qui ont été trouvés sur leur substratum naturel sont parasites d'Échinodermes.

Les animaux parasites, d'une façon générale, montrent d'ailleurs excellemment l'invraisemblance de la préadaptation. Ils font voir, au contraire, la continuité progressive du prédatisme ou de l'épizoïsme, du commensalisme, puis du parasitisme vrai, c'est-à-dire l'adaptation continue et orientée. Des formes comme *Monstrilla*, à phase adulte libre et nullement dégradée, ne pourraient être sérieusement considérées comme préadaptées; leur stade jeune, seul dégradé, montre que l'adaptation se limite au strict nécessaire, à la période même où elle est appropriée (tout comme dans les formes à évolution inverse où c'est la phase larvaire qui est restée libre et non dégradée).

Tout autre exemple de préadaptation se trouve dans le même cas; on peut le voir, par exemple, pour les Mollusques d'eau douce, pour les Mollusques terrestres, pour les Mollusques cavernicoles et abyssaux :

a) *Dreissensia polymorpha*, adapté à l'eau douce des rivières, au point de ne plus pouvoir supporter l'eau salée, n'est cepen-

---

(1) ADAMS, *The Genera of recent Mollusca*, vol. I, p. 235 : « teeth and lingual membrane rudimentary ». — SARS, *Mollusca regionis arcticae Norvegiae*, p. 198 : « radula et maxilla omnine desunt ». — FISCHER, *Manuel de Conchyliologie*, p. 780 : « sans radule ni mâchoires ». — COOKE. *Molluscs*, p. 80 : « the same absence of radula should occur in sp. of *Eulima* (e. g. *E. polita*).

(2) JONKER, *Ueber den Bau der parasitische Gastropoden*. (TYDSCHR. NED. DIERK. VEREEN., 2e série, vol. XV, 1, 1916, p. 51 : « Kiefer, Radula und Speicheldrüsen fehlen gänzlich bei allen drei Exemplaren ».)

dant pas préadapté, puisqu'il possède encore une larve *pélagique*, à velum bien développé.

b) Les Gastropodes terrestres ne sont pas préadaptés, car il s'en trouve dans tous les groupes, et tous proviennent également de Gastropodes branchiés et possèdent encore soit des traces rudimentaires de branchie, soit, au moins dans le très jeune âge, le rudiment de l'organe sensoriel branchial (osphradium).

c) Les yeux rudimentaires de certains Mollusques cavernicoles et abyssaux montrent que ces animaux n'étaient pas préadaptés, d'autant plus qu'on connaît divers cavernicoles qui ont des yeux bien développés dans le jeune âge.

A aucun moment de l'histoire de la terre, il n'y a eu d'organismes préadaptés à des conditions qui ne se réalisèrent que plus tard. La doctrine de la préadaptation n'explique pas, au surplus, le phénomène si général et si frappant de l'adaptation. On a vu (III[e] partie, p. 431) que c'est le caractère d'être aussi peu spécialisé que possible qui permet la variation et l'adaptation; c'est-à-dire que ce sont les formes les moins spécialisées qui sont les plus susceptibles de variation et conséquemment d'adaptation. Or, une préadaptation serait manifestement une spécialisation; et des formes prétendûment préadaptées seraient — elles — déjà spécialisées et par conséquent seraient dans les conditions peu favorables à des adaptations nouvelles.

D'ailleurs, il est un autre phénomène très universellement admis, c'est celui de la « création de l'organe par la fonction »; or il y a dans cette dernière constatation un argument puissant contre la préadaptation, puisque celle-ci en serait absolument l'antithèse, alors que l'observation a reconnu la généralité du principe que la fonction conditionne ou « crée » l'organe.

En somme, la préadaptation, si ingénieusement qu'elle soit défendue [1], est une illusion d'inconscient finalisme.

---

(1) Cuénot, *La genèse des espèces animales*, pp. 290, 306, 327, 363 et 415.

VI. — Résumé.

I. — Chez tous les Mollusques examinés, on a constaté que les facteurs extérieurs (« milieu » ou « environnement ») exercent une *action spécifique* sur les différents phénomènes physiologiques, c'est-à-dire sur le fonctionnement (pp. 479 à 600).

II. — L'action des facteurs extérieurs peut être globale (s'exerçant sur tout l'organisme) (p. 611) ou locale (s'exerçant sur une partie seulement) (p. 604). Dans le premier cas (action globale), si elle est brusque, elle détermine généralement un effet nuisible ; si elle est lente et continue, elle détermine un effet faible, mais tolérable.

L'action lente et continue d'un facteur extérieur produit ordinairement d'abord une variation physiologique, qui se manifeste simplement par la constitution d'une variation physiologique et éventuellement d'une « race biologique » ou éthologique. Mais le fonctionnement modifié d'un organe (par continuité de l'action du facteur extérieur) agit à la longue (souvent après plusieurs générations) sur la conformation et la constitution de cet organe, et détermine par là des modifications morphologiques (p. 624) : c'est la réaction de l'organisme qui s'adapte (cinétogenèse ou automorphose), adaptation traduite ainsi par l'acquisition de caractères morphologiques nouveaux.

III. — La durée pendant laquelle le milieu agit renforce l'adaptation, ainsi que l'intensité de la variation qui en résulte : principe de la cumulation des effets ou de la majoration des caractères (pp. 616 et 623) ; par là s'explique aussi l'orientation (orthogenèse) de nombreuses variations continues. Par contre, les facteurs brusques (sans durée) n'ont généralement pas d'effet durable, ni de variation morphologique comme conséquence.

IV. — La plupart des variations fréquentes (et probablement toutes) sont en rapport avec une particularité dans les conditions d'existence. Mais les modifications lentes ou continues (et

presque toutes les variations fréquentes sont de cette espèce) ne sont pas les seules qu'engendrent des causes extérieures : certaines variations d'apparence discontinue leur doivent aussi naissance (p. 604), tant chez l'adulte que dans la vie embryonnaire (variations congénitales). Alors c'est par une action locale (opposée à l'action globale ci-dessus : II) : ce sont des causes plus ou moins violentes, agissant pendant peu de temps, au contact ou à peu près, et sur une partie seulement de l'organisme (p. 609).

V. — Bien que toutes les espèces ne montrent pas une égale sensibilité à l'action des facteurs du milieu, et réagissent ainsi inégalement (p. 430), cependant, il arrive fréquemment que diverses espèces peuvent, pour certains caractères, dans un même environnement, présenter une variation concordante ou parallèle (p. 624), et cela est une preuve de l'action *spécifique* des facteurs extérieurs.

Un effet analogue ou concordant peut aussi se produire par des causes en apparence opposées; mais ce sont alors les deux modes d'action extrêmes et contraires (défaut et excès) d'un même facteur : Température, salure, etc. (p. 628).

VI. — On ne connaît pas d'autres causes démontrables pouvant faire subir des variations aux organismes. Les causes « internes » ou spontanées sont purement hypothétiques ; on les a supposées internes parce qu'on n'a pas encore perçu la cause externe engendrant la variation qu'on leur attribue. D'autre part, la sélection seule, ou l'isolation seule, sont impuissantes à provoquer la naissance de variations. Il est donc légitime d'attribuer à des causes dépendant du milieu, la généralité des variations observées chez les Mollusques.

VII. — Les Mollusques n'ont pas montré jusqu'ici d'exemple de « préadaptation » à des conditions d'existence dans lesquelles ils n'étaient pas placés auparavant (p. 633).

CINQUIÈME PARTIE

Hérédité des variations.

Sur l'hérédité des variations chez les Mollusques, il n'existe encore qu'un bien petit nombre d'observations. De simples observations sont d'ailleurs insuffisantes à ce sujet : celui-ci nécessite aussi une expérimentation précise. Or, les recherches expérimentales sont, à ce propos, encore bien moins nombreuses. A ce dernier point de vue, on peut même dire que l'expérimentation n'a surtout porté que sur les coquilles de certains Gastropodes, et que ce sont principalement, chez le genre *Helix*, les variations sans bandes et les individus sénestres qui ont donné lieu à quelques essais.

Voici, au surplus, les principales constatations faites en cette matière :

I Variabilité de l'hérédité.

1. — Variations non héréditaires.

A. Les deux parents étant semblables : *a*) Sinistrorsité chez *Helix pomatia* : Les individus accidentellement sénestres de cette espèce, recueillis à grand'peine en petit nombre, ont toujours donné, après accouplement entre eux, des jeunes *dextres*. La chose avait été constatée dès 1799 par Chemnitz (1) ; et ses observations ont été plusieurs fois confirmées plus récemment (2).

---

(1) Chemnitz, *Fortpflanzung des linksgewundenen Weinbergschnecken*. (Der Naturforscher, 1782.)

(2) Lang, *Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke* (Helix pomatia *L.*). (Vierteljahrschr. Naturforsch. Gesellsch. Zürich, Bd XLI, 1898, p. 489 [16 pontes : 847 jeunes, tous dextres].) — Künkel, *Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken* (Helix pomatia *L.*). (Zool. Anz., Bd XXVI, 1903, pp. 660 et 661 [14 pontes, 551 jeunes, tous dextres].)

b) Sinistrorsité chez *Limnaea palustris* : Les pontes de plusieurs individus sénestres, accouplés entre eux, ont donné des jeunes tous dextres ([1]).

c) Scalariformité chez diverses espèces de *Planorbis* (surtout *P. complanatus* et *P. corneus*) : Cette malformation a parfois été rencontrée en nombre et pendant plusieurs années au même endroit ([2]) et même supposée héréditaire ([3]). Mais, en réalité, cette anomalie est extrêmement rare dès le sommet ; et, en outre, là où elle est fréquente (Magnée), elle est infiniment variée et d'une multiplicité de types de déroulement, incompatible avec une variation héréditaire régulière. La permanence ne serait ici que le résultat de la permanence de la condition extérieure déterminant mécaniquement la scalariformité. La non-hérédité de cette variation a d'ailleurs été reconnue expérimentalement ([4]).

d) Forme « *abyssicola* » de *Limnaea palustris* : Lorsque des pontes en sont élevées en captivité, dans les conditions « littorales », la première génération obtenue ressemble déjà à *L. palustris* ([5]).

e) La variation *albolateralis* de *Arion empiricorum* : Deux individus de cette variation, accouplés ensemble, ont donné 24 jeunes de la forme typique *A. empiricorum* noirs, 2 de la variation *scharffi*, mais pas un seul de la forme *albolateralis* présentée par les parents ([6]).

([1]) Dewitz, *Ueber die Erblichkeit der Inversion der Molluskenschale.* (Zool. Anz., Bd XLVIII, 1916, p. 2.)

([2]) Piré, *Recherches malacologiques sur le* Planorbis complanatus (forme scalaire). (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. VI, 1871, p. 6 du tiré à part [à Magnée, province de Liége, Belgique].) — Barbié, *Une monstruosité de* Planorbis corneus. (Mém. Acad. Dijon, 2e série, t. II, 1854, p. 195 [canal à Dijon].)

([3]) Piré, *loc. cit.*, p. 6.

([4]) Clessin, *Ueber Gehäusenmissbildungen der Planorben.* (Malakoz. Blätter, Bd XX, 1873, p. 68 : il n'y a pas de transmission de la variété scalariforme.)

([5]) Roszkowsky, *Notes sur les Limnées de la faune profonde du lac Léman.* (Zool. Anz., Bd XL, 1912, p. 379 : *L. abyssicola* « serait une forme de formation continue, que les conditions de fond empêchent de se fixer ».)

([6]) Collinge, *Colour variations in some british Slugs.* (Journ. of Conch., vol. XII, 1911, p. 235.)

Il y avait intérêt à expérimenter aussi sur les caractères des « parties molles » d'espèces testacées, et notamment sur ceux qui se prêtent facilement à ce genre d'expérience : la coloration tégumentaire, par exemple (comme on l'a fait pour des Lépidoptères, Amphibiens, Volailles et Souris). Deux objets favorables, *Physa fontinalis* et *Planorbis corneus* m'ont présenté le moyen d'essayer, sans disposer des installations d'établissements officiels et avec un simple et rudimentaire outillage personnel :

f) Il est parmi les *Physa fontinalis* des individus à pigmentation nulle ou presque, d'une teinte ocre jaune clair uniforme, laissant transparaître la couleur rouge du bulbe buccal (voir Ire partie, p. 147); l'expérimentation a été répétée plusieurs années consécutives et a consisté à isoler par paires des individus de ce type sans pigment noir et à en élever les pontes. Les divers essais ont *tous* donné des individus avec autant de pigment noir que la descendance de *Physa* normaux.

g) Deux individus albinos parfaits, sans pigment rétinien, de *Planorbis corneus* (voir Ire partie, p. 148), après avoir été isolés durant quelques jours, pendant lesquels aucun ne pondit, furent réunis dans le même aquarium et s'accouplèrent. L'un d'eux pondit; la ponte, parfaitement normale, renfermait 15 œufs.

Ces derniers évoluèrent régulièrement; et bien avant leur éclosion, on pouvait déjà reconnaître que *tous* les embryons étaient pourvus de pigment rétinien. Éclos et élevés, ils se pigmentèrent, en outre, par toute leur surface tégumentaire; et dès le dixième jour, la tête était fortement chargée de pigment noir (fig. 279).

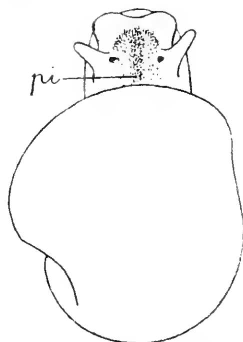


Fig. 279. — *Planorbis corneus*, jeune de 10 jours, né de parents albinos; vu dorsalement (l'œil est pigmenté); *pi*, pigment tégumentaire. — Original.

h) Une profonde variation de taille, le nanisme, chez *Crepidula plana*, n'est pas le moins du monde héréditaire (1); et dans la même espèce, des modifications de forme de la coquille n'ont pas été reconnues héréditaires non plus (2).

i) La variation à quatre bandes (sans deuxième bande) chez *Helix hortensis* n'a pas donné une descendance pareille à elle-même, mais bien des jeunes à cinq bandes (3).

B. Les deux parents étant différents (soit de deux variations différentes, soit un seul varié et l'autre normal) : *a*) Un *Odostomia rissoides* était pourvu d'un seul œil (I[re] partie, p. 280), disposition sûrement congénitale, l'œil étant sessile dans cette espèce et ne pouvant être amputé avec le tentacule; il fut accouplé avec un individu normal de la même espèce (hermaphrodite); tous deux pondirent : les deux pontes renfermaient une centaine d'embryons dont chacun portait deux yeux.

b) Un *Limnaea auricularia*, né avec deux yeux à gauche (p. 278, fig. 159), a été élevé et s'est accouplé avec un exemplaire normal; il a pondu 62 œufs dont tous les embryons n'eurent que deux yeux pairs.

c) *Helix nemoralis* avec une sixième bande sur la coquille : Lorsqu'un individu, affecté de cette brusque et rare variation, est accouplé avec un spécimen sans bande, aucun des descendants ne présente l'anomalie (4).

---

(1) Conklin, *Environmental and sexual dimorphism in* Crepidula. (Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 1898, p. 441.)

(2) Conklin, *loc. cit.*, p. 436.

(3) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken.* (Verhandl. Schweiz. Nat. Gesellsch., 1906, p. 251.)

(4) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, etc.* (Loc. cit., p. 243.)

d) Chez diverses espèces, sont encore non héréditaires certaines variations dans le caractère des bandes de la coquille qui « constituent des mutations dans le sens de De Vries » (¹) ; ainsi, dans *Helix hortensis,* deux individus auxquels manquait la troisième bande (l'un ayant pour formule 12045, l'autre 10005) ont donné des jeunes ayant *tous* cette troisième bande (¹).

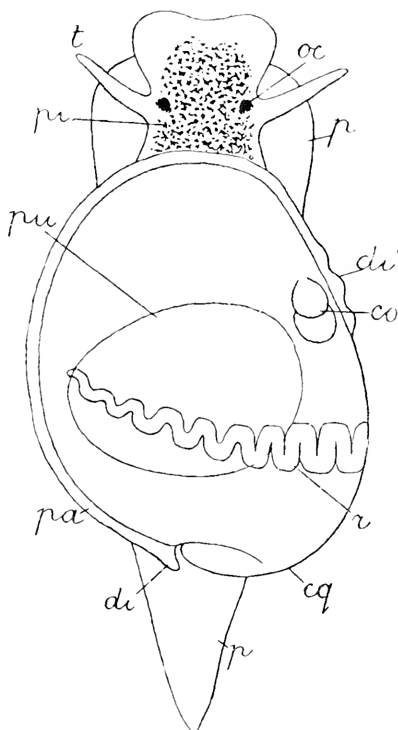


Fig. 280. — *Physa fontinalis,* peu après la naissance, né de deux individus dont l'un à pigment noir intense, l'autre sans pigment noir; vue dorsale. *co*, cœur; *di*, digitations palléales gauches; *d'*, digitations palléales de droite; *oc*. œil; *p*, pied; *pa*, manteau; *pi*, pigment tégumentaire noir; *pn*, poumon rendu visible par l'air y contenu; *r*, rein; *t*, tentacule. — Original.

e) Un *Physa fontinalis* à pigmentation noire intense et un autre à pigmentation nulle (individu de couleur ocre jaune clair uniforme) sont accouplés (l'expérience étant répétée avec plusieurs couples semblables) ; les diverses pontes obtenues ont donné 21 embryons, *tous* également bien pourvus de pigment noir dès l'éclosion (fig. 280), aussi bien que les jeunes des autres *Physa,* et cette pigmentation a été en croissant dans la suite.

f) Deux *Arion subfuscus,* appartenant l'un à la variation *griseus,* l'autre à la variation *succineus,* sont accouplés; les cinq œufs de la ponte obtenue

(¹) Lang, *loc. cit.,* p. 251.

donnent des jeunes appartenant *tous* à la forme typique normale *subfuscus* (1).

C. Un seul des parents étant connu : *Pisidium steinbruchi* (forme hermaphrodite et incubatrice) : Un individu « inverse », caractérisé par l'inversion de la charnière (valve gauche avec les dents de la valve droite et réciproquement) portait dans ses branchies des jeunes qui étaient *tous* normaux ; l'inversion ne paraît donc pas héréditaire (2).

D. On voit donc que les variations sans hérédité sont, dans la généralité des cas, des variations d'apparence discontinue ; et que celles-ci disparaissent ordinairement par métissage, c'est-à-dire par amphimixie : par exemple, la sixième bande de la coquille chez *Helix nemoralis*, l'œil double dans *Limnaea auricularia*, l'œil absent dans *Odostomia rissoides*, toutes variations d'ailleurs isolées.

Et même lorsque, évitant l'amphimixie, dans des *conditions artificielles*, deux individus présentant la même variation discontinue sont accouplés, on constate que leur variation ne se transmet pas et disparaît aussi : albinisme de *Planorbis corneus*, inversion de *Helix pomatia*, nanisme, etc. ; et cela concorde avec la conclusion de Lang sur ses études de l'hérédité chez les *Helix* : « les variations *très rares* ne sont pas ou ne sont que très peu héréditaires (3) ».

---

(1) Collinge, *Colour variations in some british Slugs*. (Journ. of Conch., vol. XII, 1909, p. 236.)

(2) Odhner, *Studies on the morphology, the taxonomy and the relations of recent Chamidae*. (Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., vol. LIX, n° 3, 1919, p. 7.)

(3) Lang, *Ueber die Mendelschen Gezetze, etc*. (Loc. cit., p. 251.)

2. — Variations héritables.

A. Les deux parents étant semblables : *a*) Sinistrorsité chez *Limnaea stagnalis* : Des exemplaires sénestres de cette espèce ont été rencontrés en abondance dans une petite mare près d'Aerschot (Belgique) ([1]); élevés en aquarium, ces individus se sont accouplés, ont pondu et donné des jeunes qui ont permis « de constater directement l'hérédité de la variété ([2]) ». L'hérédité avait d'ailleurs été reconnue aussi dans la nature : la variation a été constatée pendant plusieurs générations dans la même mare; et elle s'y serait probablement perpétuée si des collectionneurs avides, par leurs récoltes inconsidérées, n'en avaient provoqué la disparition.

b) La présence ou l'absence de bandes sur la coquille de *Helix nemoralis* a été reconnue héritable depuis longtemps : les individus à bandes multiples donnent constamment des jeunes pourvus (sauf deux ou trois exceptions sur une centaine) de bandes multiples apparaissant de bonne heure; tandis que les exemplaires non rayés n'ont donné — presque sans exception — que des jeunes dépourvus de bandes ([3]). Depuis, il a été confirmé que chez *H. hortensis* jaune à cinq bandes bien développées, ainsi que chez *H. nemoralis* rose à formule 00345, toute la descendance est conforme aux parents pour la couleur et la

---

([1]) Collin, *Sur la* Limnaea stagnalis *Linné et sur ses variétés observées en Belgique.* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. VII, 1873 p. 83.)

([2]) Collin, *loc. cit.*, p. 92; et *ibid.*, p. LXXXIX : « M. Collin annonce qu'il possède actuellement, dans son aquarium, de jeunes individus sénestres de *Limnaea stagnalis,* provenant d'une ponte d'un des exemplaires sénestres recueillis aux environs d'Aerschot par M. de Bullemont. Cette anomalie remarquable se reproduit donc positivement par hérédité. » — L'auteur avait reconnu l'impossibilité pour les individus sénestres de s'accoupler avec les dextres (p. 93).

([3]) Baudelot, *Considérations physiologiques sur la fonction génératrice des Mollusques Gastéropodes.* (Bull. Soc. Sci. nat. Strasbourg, 1re année, 1869, p. 132.)

disposition des bandes [1], et que chez les deux espèces en question, divers autres caractères des bandes et de la couleur des coquilles sont héritables [2].

c) Le « mélanisme » chez *Limnaea peregra* (race *profunda*) : De la ponte d'un individu mélanotique, il est sorti deux individus sur trois, également mélanotiques [3].

d) Coquille albinique (« albinisme » de la coquille tout à fait indépendant de celui de l'animal : voir p. 150, et variation d'ailleurs continue). Cet albinisme, chez certains Pulmonés, est héréditaire dans les conditions naturelles et en captivité [4]; exemples :

Helix aspersa : La forme à coquille albine s'est reproduite régulièrement chaque année, pendant plus de dix ans consécutivement, dans le même jardin, près de Lyon [5]; la variation unicolore, blanchâtre *(exalbida)*, a donné, comme descendance de deux individus de race pure, des jeunes tous pareils aux parents [6].

H. incarnata : Il en a été obtenu toute une éclosion de jeunes albins provenant d'un individu qui était affecté lui-même d'albinisme coquillier [7].

H. lapicida : L'albinisme de la coquille y paraît héréditaire; la

---

(1) SEIBERT, *Ueber das Verhalten der Bändervarietäten von* Helix hortensis *M. und* Helix nemoralis *L. bei der Fortpflanzung*. (NACHRICHTSBL. D. MALAKOZ. GESELLSCH., VIII Jahrg., 1876, p. 66.)

(2) LANG, *loc. cit.*, pp. 236, 247 et 250 (l'albinisme de la coquille y est cependant considéré comme une variation « récessive »).

(3) ROSZKOWSKY, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman*. (REV. SUISSE DE ZOOL., t. XXII, 1914, p. 519.)

(4) TAYLOR, *A Monograph, etc.*, vol, I, p. 92.

(5) ROY, fide LOCARD, *Sur quelques cas d'albinisme et de mélanisme chez les Mollusques terrestres et d'eau douce des faunes françaises*. (ANN. SOC. AGRIC. LYON, 1883, pp. 9, 10 et 33 du tiré à part.)

(6) STELFOX, *Researches into the hereditary characters of some of our British Mollusca*. (JOURN. OF CONCH., vol. XV, 1918, p. 268.)

(7) COLBEAU, *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t. VII, 1873, p. LXXXIX.

forme albine est encore aussi commune à La Presle (Pyrénées) après trente ans qu'elle l'était en 1880 [1]; et il est telle autre localité britannique où cette forme albine est devenue plus commune depuis 1865, où elle y était inconnue [2].

H. (Campylaea) cingulata, où les descendants de parents « albins » ont toujours une coquille blanche, tandis que ceux de parents pourvus de bandes ont également une coquille à bandes [3].

H. nemoralis, dont la variation à fond blanc ou blanchâtre, à bandes transparentes, se rencontre dans le Midi, en colonies se reproduisant constamment avec les mêmes caractères [4].

H. « *serpentina* » Moquin-Tandon n'est que la variation albine normale et héréditaire de *H. magnetii* Cantraine [5].

e) Couleur *rouge* de la coquille de *Littorina littorea* (voir Ire partie, p. 42) : Pendant plusieurs années, à Wimereux, j'ai, au cours de l'été, rassemblé sur la roche d'une même petite mare, *isolée* à mer basse, tous les exemplaires rouges que je ramassais vivants à chaque marée basse, sur toute l'étendue des rochers de la Tour de Croï; à la suite de cette pratique répétée, j'ai constaté que la forme en question, rare partout (fide Jeffreys, Dautzenberg et Durouchoux, etc.), y est devenue bien plus abondante : Il est donc vraisemblable que les individus rassemblés artificiellement se sont accouplés et reproduits, et que leur couleur rouge s'est transmise héréditairement (il y avait ici impossibilité à recueillir directement la descendance, car les pontes ne sont pas fixées mais bien emportées vers la haute mer, où éclosent les véligers).

---

(1) Michaud, fide Locard, *loc. cit.*, p. 20.

(2) Jackson, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1909.

(3) Künkel, *Zuchtversuche mit* Campylaea cingulata *Studer*. (Abhandl. Senckenb. Gesellsch Frankfurt, Bd XXXII, 1910.)

(4) Locard, *loc. cit.*, p. 13.

(5) *Ibid.*, p. 11.

f) *Helix nemoralis* à péristome blanc : Il en existe des colonies dans lesquelles ce caractère se reproduit par hérédité [1].

g) Forme géante de *Limnaea stagnalis* (variation *maxima*) de 8 centimètres de longueur, héréditaire dans son milieu naturel [2]. On peut remarquer ici que, d'après certains auteurs, la forme et surtout la taille de la coquille varient d'une génération à l'autre ou au cours de la vie individuelle, sous l'influence du milieu, tandis que la couleur serait le plus souvent héréditaire [3].

h) Absence de pigment chez *L. peregra (ovata)* de la profondeur du lac Léman, var. *koehleri* Honigmann (à yeux roses) : Elle « est probablement un caractère héréditaire [4] ».

i) Coloration jaune d'or des téguments dans *L. stagnalis* var. *(lutea)* : Les jeunes provenant de deux individus de cette variation étaient également jaunes [5].

---

(1) LOCARD, *Note sur les Hélices françaises du groupe de l'*Helix nemoralis, 1882 ; et *Sur quelques cas d'albinisme et de mélanisme.* (LOC. CIT., p. 13.)

(2) COLLIN, *Sur la* Limnaea stagnalis *et sur ses variétés observées en Belgique.* (LOC. CIT., p. 94.)

(3) ROSZKOWSKY, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (LOC. CIT., 1914, p. 519.) — STELFOX, *A Cross between typical* Helix aspersa *and* var. exalbida ; *its results and lessons.* (JOURN. OF CONCH., vol. XIV, 191?, p. 295.) — COLTON, *On some varieties of Thais lapillus in the Mount Desert region, a Study of individual Ecology.* (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, vol. LXVIII, 1916, p. 453.) — Néanmoins, l'opinion que les differences de couleur chez *Helix nemoralis* ne seraient pas des variétés héritables, a aussi été défendue : HARTWIG, *Zur Fortpflanzung einiger Landschnecken,* Helix lactea *L. und* H. nemoralis *L.* (ZOOL. GARTEN, 29 Jahrg., 1888.)

(4) ROSZKOWSKY, *loc. cit.*, p, 495.

(5) COLLIN, *loc. cit.*, p. 93. — L'auteur donne comme conclusion à ses expériences sur l'hérédité des variations dans *Limnaea*, que « lorsque deux Limnées de variété semblable, quelque éloignée qu'elle soit du type, s'accouplent et vivent dans des conditions identiques à celles dans lesquelles elles sont nées et ont vécu elles-mêmes, la variété de forme ou de couleur de l'animal ou de la coquille persistera chez les petits » (p. 92).

j) *Physa fontinalis* fortement pigmentés en noir : Des spécimens de cette espèce présentent une pigmentation intense, d'un noir velouté continu, non seulement sur le pied, mais au bord du manteau, à la tête et même un peu aux tentacules (Ire partie, p. 146). Des individus de cette variation, réunis avant la période de ponte, se sont accouplés et ont pondu : dès avant l'éclosion, *tous* les embryons montraient du pigment noir abondant dans la région céphalique (sur les pontes du type ordinaire moyen, on constate aussi que *presque* tous les nouveau-nés sont un peu pigmentés à cette place) ; et peu de jours après l'éclosion, le pigment avait augmenté beaucoup en étendue et en intensité.

k) Couleur canelle des téguments chez *Limax agrestis* : Deux individus de cette variation, conservés ensemble, ont pondu l'un 28, l'autre 35 œufs ; tous ceux-ci, à l'éclosion, ont donné des jeunes qui sont devenus en grandissant de la même couleur que leurs parents (1).

l) Couleur blanche chez *L. cinereo-niger* : Un individu blanc donna parthénogénétiquement des jeunes, parmi lesquels il en était de blancs purs ; un de ces derniers donna, de la même façon, des descendants albinos purs (2).

m) Élongation de la spire dans *Limnaea megasoma* : Pendant plusieurs générations successives, la forme de plus en plus étroite et allongée des premiers tours de spire, s'est transmise héréditairement (3).

---

(1) Bouchard-Chantereaux, *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles observés jusqu'à ce jour à l'état vivant dans le département du Pas-de-Calais* (Mém. Soc. Agric. Sci. et Arts [Boulogne-sur-Mer], 1836, p. 167, [1837].)

(2) Künkel, *Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken*. (Verhandl. Gesellsch. d. Naturf. Leipzig, Bd LXXXIII, 1912.)

(3) Whitfield, *Description of* Lymnaea (Bulimnaea) megasoma, *Say, with an account of changes produced in the offspring by unfavorable condition of life*. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New-York, vol. I, 1882.)

B. Un seul parent étant connu : *Vivipara lanaonis* (espèce unisexuée, vivipare), forme très variable par la nature de sa carination ; dans tous les individus gravides examinés, les jeunes coquilles, retirées de la mère, avaient la même carination que cette dernière (1).

C. Les deux parents n'étant pas de la même variation (cas de métissage) : *a*) *Physa fontinalis* de la variation à téguments très fortement pigmentés, accouplé avec un individu de la variation sans pigment noir dans la peau : La première variation est héréditaire et l'est seule (p. 645).

b) *Helix hortensis* des deux variations, sans bande trois d'une part (formule : 12045) et avec bande trois seulement (formule : 00300) d'autre part, accouplés, donnent une progéniture tout entière pourvue de la troisième bande (2).

c) *Limnaea megasoma* : La variation à spire étroite a été accouplée avec la forme typique ; les deux individus pondirent, mais la progéniture de la ponte provenant de l'individu varié, a seule été élevée jusqu'à une taille d'un huitième de pouce (environ 3 millimètres), et ses caractères n'ont pas été indiqués ; probablement parce que ces jeunes étaient encore trop petits pour voir si les caractères de la variation étaient apparus (3).

Parmi les diverses variations héréditaires, il y a donc — contrairement à ce qu'on observe pour les variations non héréditaires (p. 646) — maintes variations continues.

---

(1) Bartsch, *The Philippine pondsnails of the genus* Vivipara. (Proc. U. S. Nat. Mus , vol. XXXII, 1907, p. 146.)

(2) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsern Hain- und Gartenschnecken.* (Loc. cit., p. 251.)

(3) Whitfield, *Description of* Lymnaea (Bulimnaea) megasoma, *Say, with an account of changes produced in the offspring by unfavorable conditions of life.* (Loc. cit., p. 36.)

En outre, on y rencontre des variations continues *croissant* progressivement d'importance d'une génération à la suivante : *Limax cinereo-niger*, variation pâle et presque albine (p. 381, IIe partie), *Limnaea megasoma*, variation à spire progressivement plus allongée (p. 651).

Et ceci concorde avec le phénomène qui n'en est que la réciproque, c'est-à-dire avec la *lente* et progressive disparition d'un caractère de variation, d'une génération à la suivante, comme par exemple :

Limnaea involuta redevenant *L. peregra* après quelques générations (p. 615).

L. raphidia Bourguignat redevenant *L. stagnalis* après trois années (IVe partie, p. 615).

L. abyssicola redevenant *L. palustris*, mais non brusquement (IVe partie, p. 615) (1).

L'expérience montre en même temps que la généralité de ces variations héréditaires sont des variations fréquentes, et l'expérimentation sur les *Helix*, notamment, a fait voir que tous les caractères qui sont présents chez un grand nombre d'individus sont à un haut degré héréditaires (2), tandis qu'on a vu plus haut (p. 646) que ce sont surtout les variations *isolées* qui sont non héréditaires. Et l'expérimentation sur ces mêmes Pulmonés a donné comme résultat que de nombreux caractères de coloration et de bandes sont transmis presque inchangés, même dans le croisement (3), et qu'il n'en est guère de si *insignifiants* qui ne puissent être héréditaires (4).

---

(1) Pour la variation à spire allongée de *Limnaea megasoma*, une ponte provenant de la première génération, remise dans les conditions naturelles, donna des individus avec les caractères de la forme typique; mais l'expérience n'a pas été faite avec les générations ultérieures. (Whitfield, *loc. cit.*, p. 34.) — On verra cependant plus loin (Ve partie, I, 7, *Influence de la durée et du milieu*) qu'une variation continue peut, avec le temps, atteindre au degré d'hérédité; le fait qu'une variation de ce genre semble actuellement inhéritable, n'implique pas qu'elle ne sera jamais héritable.

(2) Lang, *loc. cit.*, p. 250.

(3) *Ibid.*, p. 250.

(4) *Ibid.*, p. 247.

3. — Variations à hérédité inconstante, c'est-à-dire ne se transmettant pas à la descendance de tous les individus ou à toute la descendance d'un même individu.

Un caractère déterminé peut être, au sein de la même espèce, tantôt héréditaire, tantôt non héréditaire; en voici divers exemples :

A. Albinisme de la coquille : *a*) Chez *Helix incarnata*, où l'on a observé « toute une éclosion de *H. incarnata* albinos, provenant d'un individu affecté lui-même d'albinisme (1) »; tandis que dans un autre cas semblable, chez la même espèce, « *normal* young have been bred (2) ».

b) Chez *H. sylvatica*, où l'albinisme (de la coquille) est individuel *ou* héréditaire (3).

B. Présence ou absence de certaines bandes chez les *Helix* : *a*) *H. hortensis*, où des expériences répétées d'accouplement d'individus sans troisième bande (formule : 12045 × 12045) ont été faites : presque tous les exemplaires nés des pontes obtenues étaient pourvus de la troisième bande (formule : 12345), deux spécimens, toutefois, étant pareils aux parents (4).

b) Dans *H. nemoralis*, les individus à une seule bande très étroite donnent des jeunes à coquille unie, ou bien plus ou moins rayée, c'est-à-dire présentant une certaine « indifférence dans les caractères extérieurs (5) ».

---

(1) Colbeau, *Ann. Soc. Malacol. Belg.*, t. VII, p. lxxxix.

(2) Sykes, *Variation in recent Molluscs*. (Proc. Malacol. Soc. London, vol. VI, 1905, p. 258.)

(3) Locard, *Sur quelques cas d'albinisme et de mélanisme chez les Mollusques terrestres et d'eau douce de la faune française*. (Loc. cit., p. 15 du tirage à part.)

(4) Lang, *loc. cit.*, p. 251.

(5) Baudelot, *Considérations physiologiques sur la fonction génératrice des Mollusques Gastéropodes*. (Bull. Soc. Sci. nat. Strasbourg, 1re année, 1868, p. 132, [1869].)

c) Dans *H. nemoralis*, l'accouplement de deux individus de la variation sans troisième bande donna *un* exemplaire pareil aux parents, tandis que les autres portaient la troisième bande (¹).

C. Couleur de la coquille chez *Partula otaheitana* (vivipare), dont il existe deux variations, de couleur jaune clair, d'une part, et plus colorée, d'autre part : *a*) Variation claire : 96 adultes renfermaient 150 jeunes; de ceux-ci, 106 étaient pareils par la couleur aux parents; 29 étaient plus colorés (du type de la seconde variation) et 15 plus clairs que tous les autres.

b) Variation plus colorée : 119 adultes renfermaient 198 jeunes, dont 08 pareils aux parents, 80 plus clairs (comme la première variation) et seulement 10 plus colorés que tous les autres (²).

D. Sinistrorsité : *a*) Chez *Limnaea peregra*, où, d'une part, à peu près la moitié des jeunes provenant d'individus dextres (d'une mare des environs de Leeds où l'inversion avait apparu) étaient sénestres, les autres dextres (³), et, d'autre part, dans une mare analogue de Hesleden, les jeunes provenant d'individus sénestres étaient presque en nombre égal dextres et sénestres, avec une légère prépondérance de sénestres (⁴). Plus récemment, des élevages de pontes d'individus *sénestres* ont donné 696 jeunes dextres et 138 sénestres. Trois pontes étaient exclusivement sénestres, dix, exclusivement dextres, et sept, *mixtes*. Parmi ces dernières, trois contenaient une majorité de jeunes sénestres, et quatre, une majorité de dextres : des trois premières, l'une renfermait seulement un embryon dextre, une autre, seulement

---

(¹) LANG, *loc. cit.*, p. 251.
(²) MAYER, *Some Species of* Partula *of Tahiti. A Study in Variation.* (MEM. MUS. COMPAR. ZOOL., vol. XXVI, 1902, p. 133.)
(³) TAYLOR (communication épistolaire),
(⁴) TRECHMAN, Limnaea peregra monstr. sinistrorsum, *in Durham.* (THE NATURALIST, April 1906, p. 113.)

quatre dextres, et la troisième montrait douze fois plus de sénestres que de dextres; des quatre dernières, trois ne renfermaient qu'un individu sénestre seulement [1].

b) *Helix aspersa* : Des exemplaires sénestres, accouplés entre eux, ont donné une progéniture entièrement dextre [2] ; d'autre part, une race sénestre de cette espèce s'est reproduite *pendant plusieurs années*, à la Rochelle, dans le jardin de d'Orbigny [3].

c) *Campeloma heterostropha* (ou *decisa*) (espèce vivipare) : Une femelle dextre renferme de 2 à 2.5 °/₀ d'embryons sénestres, les autres étant normaux [4]; chez une femelle sénestre, on a rencontré 25 jeunes dextres et 2 sénestres, soit près de 5.5 °/₀ [5] ; et dans un autre exemplaire femelle sénestre, il en a encore été trouvé davantage : 4 [6].

d) *Partula nodosa* (espèce vivipare) : Le sens de l'enroulement y a une hérédité irrégulière :

α) Parfois ce sens est stable d'une génération à la suivante [7].

β) Parfois l'enroulement est hérité de sens contraire : un adulte dextre renfermait seulement une progéniture *sénestre* [8].

---

(1) HARGREAVES, *Sinistral* Limnaea peregra *Müll., and its progeny*. (JOURN. OF CONCH , vol. XVI, 1919, p. 56.)

(2) SANIER, fide CAILLIAUD. *Catalogue des Mollusques recueillis dans la Loire-Inférieure*, 1865, p. 220. — GASSIÈS, fide COTTY, *Note sur des coquilles sénestres*. (BULL. SOC. LINN. NORD FRANCE. Amiens, t. II, 1874-1875.) — HELE, *Journ. of Conch.*, vol. IV, 1883.

(3) JEFFREYS, *On the origin of species*. (ANN. MAG. NAT. HIST., 3e série, vol. VI, 1860, p. 152.)

(4) CALL, *Reversed Melanthones*. (AMER. NATUR., vol. XIV, 1880, p. 207.)

(5) BEECHER, *Some abnormal and pathological forms of Fresh-Water Shells from the vicinity of Albany*. (36th REP. NEW-YORK STATE MUS. NAT. HIST., 1884, p 52.)

(6) NYLANDER, fide SYKES, *Variation in recent Mollusca*. (LOC. CIT., pp. 268 et 269.)

(7) MAYER. *Some Species of* Partula *of Tahiti. A Study in Variation* (LOC. CIT., p. 128.)

(8) MAYER, *loc. cit.*, p. 128.

c) Il en est de même pour *Partula otaheitana* (également vivipare) : Les embryons que l'on trouve dans un adulte sont tous de même sorte, identiques *ou non* aux parents; dans cette espèce, qui est aussi amphidrome, les adultes sénestres ne donnent, en certains endroits, rien que des embryons sénestres, ailleurs des dextres ou sénestres; et pareillement, des dextres peuvent donner des jeunes dextres ou sénestres, le type des parents étant toujours prédominant (1).

E. Couleur des téguments chez *Arion subfuscus* : L'accouplement de la variation *griseus* avec la variation *succineus* a donné une fois toute une progéniture typique, et une autre fois une progéniture composée de 10 individus typiques, 8 *griseus*, 4 *succineus* et 2 individus à dos jaune-brun et à côtés gris (2).

F. Bandes, couleur, etc., chez *Helix hortensis* et *H. nemoralis* : Chaque caractère de variation peut être tantôt héréditaire, tantôt non (3); l'hérédité y est un facteur au plus haut point variable (4); et au cours des générations, elle peut augmenter ou diminuer (5); il y a toujours des jeunes avec des combinaisons de bandes s'écartant de celles des parents (6).

---

(1) Crampton, *Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus* Partula. *The Species inhabiting Tahiti.* (Carnegie Inst. Washington. Publ. nº 228, 1917.)

(2) Collinge, *Colour variation in some british Slugs.* (Journ. of Conch., vol. XII, 1909, p. 236.

(3) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken.* (Loc. cit., p. 248.)

(4) Lang, *loc. cit.*, p. 250.

(5) *Ibid.*, p. 252.

(6) Brockmeier, *Zur Fortpflanzung von* Helix nemoralis *und* H hortensis, *nach Beobachtungen in der Gefangenschaft.* (Nachrbl. Malakoz. Gesellsch., 20 Jahrg., 1888, pp. 113-116.)

4. — Variations à hérédité alternante.

Des cas d'hérédité alternante ont été observés très rarement. On ne peut guère y rapporter que l'exemple suivant :

Limnaea peregra, dans certaines localités, montre une variation de petite taille, annuelle, donnant comme progéniture une variation plus grande, bisannuelle [1] ; dans la même espèce, un changement bisannuel a encore été rencontré : Une forme « *labiosa* » donnant une forme plus grande (*limosa*) et réciproquement, dans des saisons successives [2], à Sissinghurst (Kent).

Il serait possible qu'il y eût là une alternance de générations, normale puis pédogénétique, déterminée par des causes extérieures non reconnues.

5. — Variations à hérédité mendélienne.

On a cru trouver une norme « expliquant » cette inconstance de l'hérédité chez la descendance d'un même couple, dans les « lois » de Mendel.

En dehors des Mollusques, il y a, comme on sait, des cas assez nombreux qui ne répondent pas aux prévisions mendéliennes, même parmi ceux étudiés sous la suggestion inconsciente, mais tyrannique, des formules de Mendel [3]. L'exemple des Mollusques montre que, chez ce phylum aussi, la loi de Mendel n'est pas toujours confirmée.

A. *Helix* avec et sans bandes (*H. nemoralis* et *H. hortensis*) : *a*) Expériences de Lang : Deux *H. hortensis* sans bandes, accouplés ensemble, donnent, s'ils sont de race pure, des jeunes

---

(1) Dean, *Periodic variation in* Limnaea pereger (*Müller*). (Journ. of Conch., vol. XIII, 1910, pp. 48 à 52.)

(2) Boycott and Bowell, *Proc. Woolhope Natur. Field Club* (fide Dean, *loc. cit.*, p. 52).

(3) Par exemple chez les Pigeons. (Loisel, *Comptes rendus Soc. Biol. Paris*, t. LVIII, 1904, pp. 465-468 ; Whitman, *Biol. Bull.*, vol. VI, 1904, pp. 315-316.)

qui sont tous, exclusivement, sans bande. Dans les mêmes conditions, deux spécimens à cinq bandes donnent des jeunes à cinq bandes, également de race pure. Mais lorsqu'un individu sans bandes, de race pure, est accouplé avec un individu à cinq bandes, de race pure, la descendance est exclusivement composée de spécimens sans bandes; toutefois, ceux-ci sont « hybrides », et accouplés entre eux, ils donnent 50 % d'exemplaires sans bandes, pareils à eux-mêmes (« hybrides »), 25 % de spécimens sans bandes de race pure, et 25 % d'individus à cinq bandes, de race pure également [1]. C'est-à-dire que les lois de Mendel sont applicables!

Pourtant, dans ces croisements entre individus différents, le résultat n'est que *plus ou moins* conforme aux règles mendéliennes, ou approchant [2].

b) De même, dans l'espèce ***H.*** *aspersa*, un individu typique supposé pur, étant accouplé avec un spécimen de la variation *exalbida* également supposé pur, la descendance des deux fut entièrement semblable au type (d'où conclusion que le caractère *exalbida* est « récessif »); puis les individus de cette première génération, accouplés entre eux, donnèrent 72 jeunes de caractère *exalbida*, pour 239 du type normal, ce qui correspond *à peu près* au quart d'*exalbida* purs que devraient donner des hybrides mendéliens [3].

Cependant d'autres expériences ne donnent pas la confirmation de ces règles, pas même d'une façon approchante. Ce sont des expériences entreprises sur le même sujet, mais sans préoc-

---

(1) LANG, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbindung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsern Hain- und Gartenschnecken*. (LOC. CIT., pp. 214 et suiv., pl. I.)

(2) « Durchschnittlich », *loc. cit.*, p. 215; « genau », p. 218; « annähernd », p. 221; etc.

(3) STELFOX, *A Cross between typical* Helix aspersa *and* var. exalbida; *its results and lessons*. (JOURN. OF CONCH., vol. XIV, 1915, p. 294.)

cupation de contrôler ces lois, car elles furent faites avant l'exhumation du travail de Mendel, et sont toutes antérieures à l'époque où le mendélisme obsédait l'esprit des expérimentateurs; toutes échappèrent d'ailleurs à Lang.

c) Expériences de Baudelot : Chez des exemplaires unis (sans bande) de ***Helix nemoralis***, les pontes donnent des jeunes tous unis, presque sans exception (c'est-à-dire qu'il n'y en avait qu'un très petit nombre pourvus de bandes); et quant aux individus à bandes, leurs pontes donnent des jeunes (sauf 2 à 3 %) rayés, les bandes apparaissant de très bonne heure [1]. Or, si tous les parents étaient « purs », tous les jeunes auraient dû être pareils aux parents; et si des parents étaient « hybrides », la proportion d'individus différents devait être plus grande : 25 %.

d) Expériences de Arndt : Ayant accouplé deux ***H. nemoralis*** sans bandes ou unis, il obtient 56 jeunes, sur lesquels il s'en trouve 41 % avec bandes; ce qui est beaucoup trop si les parents sont hybrides, et à plus forte raison s'ils sont de race pure [2].

e) Dans les expériences récentes de Stelfox, un ***H. nemoralis*** de la variation à cinq bandes, accouplé avec un autre de la variation à trois bandes (00345), a donné 37 jeunes dont 10 à cinq bandes, 26 à trois (00345) et un sans bande [3]; et d'autre part, deux individus à cinq bandes ont eu comme descendance près de la moitié de jeunes sans deuxième bande [4].

---

(1) Baudelot, *Considérations physiologiques sur la fonction génératrice des Mollusques Gastéropodes* (Bull. Soc. Sci. nat. Strasbourg, 1re année, 1869, p. 132.)

(2) Arndt, *Ueber Vererbung der Bindenvarietäten bei* Helix nemoralis *L.* (Arch. Ver. Freunde d. Naturgesch. Mecklemburg, 29 Jahrg., 1875, p. 143.)

(3) Stelfox, *Researches into the hereditary characters of some of our British Mollusca.* (Journ. of Conch., vol. XV, 1918, p. 270.)

(4) Stelfox, *loc. cit.*, p. 269.

f) Les descendants de deux paires de *H. nemoralis* composées chacune d'un individu à coquille jaune pourvue de bandes noires et d'un autre rouge unicolore, étaient, pour les quatre mères, *tous* unicolore rouge-brun ([1]).

g) Enfin les expériences de Schumann n'ont nullement donné une confirmation des règles de Mendel ; elles tendent à montrer, notamment, que « les jeunes ressemblent plus au père qu'à la mère », c'est-à-dire que *H. nemoralis* sans bande pondant après accouplement avec *H. nemoralis* à bandes, les jeunes élevés ne sont que pour un huitième seulement sans bande, tous les autres étant avec bande, proportion trop forte pour les lois de Mendel si les deux progéniteurs sont purs, et également s'ils sont hybrides ([2]).

Il en est de même pour les variations suivantes, dont les exemplaires sont purs par définition, puisque l'accouplement d'individus sénestres avec les dextres paraît impossible (voir p. 647, note 2).

B. Limnaea peregra sénestres : Des individus sénestres, accouplés ensemble, ont donné des jeunes parmi lesquels dextres et sénestres étaient en nombre presque égal, avec à peine une légère prédominance en faveur des sénestres (p. 655). Si les progéniteurs étaient de race « pure », tous les descendants auraient dû être pareils à eux ; dans le cas contraire, et si la sinistrorsité était « récessive », il n'aurait dû apparaître aucun individu sénestre.

C. Campeloma amphidrome : Aussi bien chez les individus dextres que chez les sénestres, il n'y a jamais qu'un très petit nombre de jeunes sénestres (1.5 à 5.5 %) (p. 656), c'est-à-dire jamais une proportion correspondant à une hérédité mendélienne.

---

(1) Hartwig, *Zur Fortpflanzung einiger Heliciden*. (Zool. Garten, Bd XXX, 1889, p. 191.)

(2) Schumann, *Zuchtversuche mit* Helix nemoralis. (Schr. Naturforsch. Gesellsch. Danzig, neue folge, Bd VI, 1885, p. 233.)

D. Partula amphidromes : Dans une même espèce, un individu peut ne donner que des jeunes *tous* d'un sens d'enroulement contraire au sien; chez *P. nodosa*, un exemplaire dextre a été rencontré renfermant seulement une progéniture sénestre ([1]), et parmi les *P. sinistrorsa*, quatre spécimens sénestres ne contenaient que des jeunes dextres ([2]); tous les autres adultes des deux espèces ne donnaient que des descendants enroulés comme eux-mêmes.

E. Planorbis corneus albinos : Un individu accouplé avec un autre tout à fait semblable (voir p. 643), pondit 15 œufs; de ceux-ci sortirent 15 jeunes, tous parfaitement pigmentés (téguments et rétine) (fig. 279). Si les deux progéniteurs avaient été de race « pure », toute leur descendance eût dû être tout entière sans pigment aucun. Si les deux étaient des « hybrides » d'albinos pur et de pigmenté pur, alors il aurait dû y avoir (au cas où les lois de Mendel sont générales) un quart de descendants albinos purs.

Nous sommes donc loin de rencontrer la démonstration constante de l'hérédité mendélienne régulière.

Bien des cas — sinon le grand nombre — restent en dehors de ces lois, ou obéissent à d'autres lois non encore formulées. Il est sage, par conséquent, de ne pas nous satisfaire immédiatement sans réserve, d'une représentation « particulaire » de l'hérédité, et de ne pas nous figurer une relation mathématique simple entre les progéniteurs et leur descendance.

Car, à mesure que les observations se multiplient, on voit les difficultés croître pour ces théories « explicatives » et la nécessité pour elles de se surcharger de complications verbales. Ainsi, par exemple, dans le cas des hybrides de *Helix hortensis*, entre

---

(1) Mayer, *Some Species of* Partula *of Tahiti. A Study of Variation.* (Loc. cit., p. 128.)

(2) Mayer, *loc. cit.*, p. 130.

forme à coquille rougeâtre (*rubella*) et forme à coquille jaune (*libellula*) : le jaune est d'abord reconnu et proclamé « dominant »; puis, ultérieurement, il fut constaté que la coloration jaune est « quelquefois récessive », la coloration rouge faisant son apparition plus tard; cela s'explique alors par une « imperfection de la dominante ».

De même, l'absence de bandes sur la coquille de cet *Helix* est d'abord reconnue et proclamée dominante sur la présence de bandes; mais, par la suite, on doit faire cette réserve qu'elle n'est dominante que dans la plupart des cas, et l'on dut conclure alors que, à côté de l'absence de bandes dominante, il peut y avoir aussi une absence de bandes récessive, les deux étant similaires par l'aspect extérieur (1).

Les causes d'hérédité naturelle, dans chaque cas, sont trop complexes pour pouvoir être traitées d'une façon tout à fait simpliste et rigide. Car dans l'étude de l'hérédité, comme dans celle de la variation, on se trouve en présence d'un très grand nombre de facteurs simultanés, qu'il n'est pas encore aisé de dissocier.

L'héritabilité ou la non-héritabilité d'une variation résulte de la nature de ces multiples facteurs en conflit et du mode de réaction de l'organisme (voir notamment plus loin : Influence de la durée et influence du milieu). Toute variation continue paraît pouvoir atteindre le degré d'héritabilité; et le fait qu'une variation déterminée de cette nature semble actuellement non héritable, n'implique pas qu'elle le restera toujours. Et comme on doit le reconnaître, il y a une contradiction manifeste à ce sujet dans la façon de voir de Lang; après avoir établi que chaque caractère peut être tantôt héréditaire et tantôt non, six lignes plus bas, il repousse la distinction des variations basée sur la discontinuité, pour la remplacer par celle basée sur l'hérédité (2).

---

(1) STELFOX, *Researches into the hereditary characters of some of our British Mollusca*. (JOURN. OF CONCH., vol. XV, 1918, p. 270.)

(2) LANG, *Ueber die Mendelschen Gesetze, etc.* (LOC. CIT., p. 248.)

6. — Hérédité dans l'hybridation.

1° Dans le « métissage ». — On a vu plus haut quelle descendance peut donner l'union de parents dissemblables d'une même espèce (un individu varié, l'autre normal, ou bien tous deux de variations différentes : métissage proprement dit) :

a) Dans certains cas, le caractère varié est non héritable (p. 664).

b) Dans d'autres, le caractère varié est héritable (p. 652).

2° Quand les deux parents sont d' « espèces » différentes (hybridation proprement dite). — On a supposé jadis que de nouvelles formes spécifiques pouvaient surgir comme conséquence d'unions entre espèces voisines. Il y avait donc intérêt à observer ce genre d'unions, qui sont d'ailleurs assez rares, surtout dans la nature.

A. Gastropodes : On a cependant constaté divers de ces accouplements (dits « adultérins ») chez quelques Gastropodes libres ou captifs ; mais le plus souvent il n'y a pas eu de produits obtenus ou du moins observés. Ce fut le cas notamment pour les accouplements d'espèces différentes parmi les Streptoneures : *Littorina obtusata* et *L. littorea*, *L. littorea* et *L. rudis*, *L. obtusata* et *L. rudis* (1).

Le phénomène a été rencontré beaucoup plus souvent dans les Pulmonés ; mais ici encore les produits n'en ont pas ordinairement été recueillis ou décrits. Voici, au surplus, les

(1) Thompson, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 2e série, t. X, 1852, p. 76. — Sauvage, *Journ. de Conch.*, t. XXI, 1873, p. 122. — Pelseneer, *Mém. Acad. Belg.*, série in-4°, t. III, 1914, p. 40. — Des accouplements entre deux espèces différentes de Strepomatidae ont aussi été observés par Lewis (Erie Canal) sans que les espèces soient désignées : Wetherby, *Remarks on the Variation in Form of the Family Strepomatidae.* (Proc. Cincinnati Soc. Nat. Hist., vol. I, 1876, p. 4.)

espèces entre lesquelles des accouplements exceptionnels ont été signalés :

1. Stylommatophores : *Helix aspersa* et *H. nemoralis* (1); *H. aspersa* et *H. vermiculata* (2); *H. nemoralis* et *H. hortensis* (3); *H. variabilis* et *H. pisana* (4); *H. hortensis* et *H. arbustorum*, ainsi que *H. hortensis* et *H. sylvatica* (5); *H. planospira* et *H. setipila* (6); *Succinea putris* et *S. pfeifferi* (7).

2. Chez les Limnéens, surtout entre *Limnaea peregra (ovata)* et les autres espèces (8), notamment avec *L. auricularia* et avec *L. palustris* (9), également entre *L. stagnalis* et *L. auricularia* (10); *L. emarginata* et *L. lancesta*, et encore *L. stagnalis* et *L. emarginata* (11); entre *L. columella* et *L. humilis* (12).

---

(1) Lecoq, *Note sur les accouplements adultérins de quelques Mollusques*. (Journ. de Conch., t. II, 1851, p. 245.)

(2) Gassiès, *Observations sur une note de M. Lecoq, relative aux accouplements adultérins de quelques Mollusques*. (Journ. de Conch., t. III, 1852, p. 107.)

(3) Rossmaessler, Gassiès (*loc. cit.*), Brockmeier, *Ueber Bastarde von* Helix nemoralis *und* Helix hortensis. (Tagebl. 61 Versamml. Naturf. und Aerzte. Cologne, 1889); Coutagne, Lang, etc.

(4) Gassies, *loc. cit.*

(5) Bollinger, *Zur Gasteropodenfauna von Basel und Umgebung*. Bâle, 1909, p. 84.

(6) De Folin, *Sur le croisement des* Helix planospira *et* setopila. (Actes Soc. Linn. Bordeaux, 1879); et *Hybridité chez les Mollusques*. (Feuille jeun. Natur., t. IX, 1878-1879, p. 47.) — Voir encore : *Hybrid Helices*. (Journ. of Conch., vol. XI, p. 196.)

(7) Locard, *Études sur les variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile de la partie centrale du bassin du Rhône*. (Ann. Soc. Agric. Hist. Natur. Lyon, 5e série, t. III, 1883, p. 515.)

(8) Bollinger, *loc. cit.*, p. 136.

(9) Heynemann, *Begattung zwischen* Limnaea auricularia *und* peregra. (Nachr. Bl. Malakozool. Gesellsch., Bd I, 1869, p. 37.) — Collin, *Sur la* Limnaea stagnalis *et sur ses variétés observées en Belgique*. (Loc. cit., p. 91 : *L. peregra* [« *limosa* »] et *L. palustris; L. peregra* et *L. auricularia*.)

(10) Chaster, *A Cross between* Limnaea stagnalis *and* L. auricularia. (Journ. of Conch., vol. IX, 1900, p. 282.)

(11) Baker, *The Lymnaeidae of North and Middle America*. (Chicago Acad. of Sci. Publication no 3, 1911.)

(12) Colton, *Selffertilization in the air-breathing pond Snails*. (Biol. Bull., vol. XXXV, 1918, p. 48.)

3. L'hybridation bispécifique a aussi été *supposée* entre les Gastropodes ci-après : Entre espèces voisines de *Partula* (1), entre espèces de *Vitrina* (2), entre *Bulimus pruninus* et *B. vulgaris* (3), entre *Zonites volutella* et *Z. miguelinus* (4), entre *Liguus rosaceus* et *L. castaneo-zonatus* (5), entre *Lucidella aureola* et *L. granulosa* (6), entre diverses espèces de *Arionta* (*A. arrosa*, *A. exarata*, *A. californiensis*) (7), entre *Helix nemoralis* et *H. hortensis* (8), entre certains *Physa* (9), certains *Purpura* (10), etc.

4. D'autre part, des produits d'hybridation ont parfois été signalés mais non décrits chez *Helix variabilis* et *H. pisana*

---

(1) HARTMANN, *On the species of the genus* Partula. (BULL. MUS. COMPAR. ZOOL., vol. IX, 1881, p. 173.)

(2) FURTADO, *On a Case of complete abortion of the Reproductive Organs of* Vitrina. (ANN. MAG. NAT. HIST., 5e série, vol. IX, 1882, p. 398 : les *Vitrina* stériles seraient des hybrides.)

(3) MORELET, *Notes sur l'histoire naturelle des Açores*, 1860, pp. 186 et 187 : un *Bulimus* intermédiaire entre ces deux espèces est supposé leur hybride.

(4) DROUET, *Éléments de la faune açoréenne* : une coquille trouvée avec ces deux espèces, ayant la couleur de la première et la forme de la seconde.

(5) PILSBRY, *A Study of the Variation and Zoogeography of Liguus in Florida*. (JOURN. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 2e série, vol. XV, 1912, pp. 452, 454, 466, etc.) — L'hybridation y serait démontrée par le fait que la ponte d'un même individu pourrait donner des jeunes des différents types de coloration correspondant à deux ou trois des formes suivantes : *Liguus crenatus*, *L. roseatus*, *L. castaneo-zonatus*; on pourrait peut-être plus justement y voir la preuve que ces trois types de coloration ne sont que des différences individuelles d'une même forme spécifique.

(6) BROWN, *Variation in two species of* Lucidella *from Jamaica*. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, vol. LXV, 1913, pp. 12 et 18.)

(7) COOPER, *On the Law of Variation in the banded California Land Shells*. (PROC. CALIFORNIA ACAD. SCI., vol. V, 1875, p. 122.)

(8) COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (LOC. CIT., pp. 76, 77 et 78 : sur le nombre total d'individus des deux espèces, à Orsay, aux bords de l'Yvette, il y aurait 9 % d' « intermédiaires » à péristome fauve, manifestement issus de croisement et considérés comme hybrides inféconds ou à fécondité amoindrie !)

(9) STEARNS, *The fossil Fresh-water Shells of the Colorado Desert, their Distribution, Environment and Variation*. (PROC. U. S. NAT. MUS. [WASHINGTON], vol. XXIV, 1902, p. 294 : « Evidence of hybridization is at once suggested where a large number of individuals are compared ».)

(10) DALL, *Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. XLIX, 1916, p. 561.

(Gassiès, *loc. cit.*), ainsi que chez ***H. hortensis*** et ***H. arbustorum*** (Bollinger, *loc. cit.*) et chez ***H. arbustorum*** et ***H. nemoralis*** (¹).

Dans quelques rares cas seulement, il en a été décrit : les produits de ***H. planispira*** et de ***H. setipila*** ont la même spire déprimée et la même suture profonde que ***H. planospira***, et les poils (mais plus courts) de ***H. setipila*** (²), c'est-à-dire qu'il y aurait hérédité mélangée ou mosaïque et non hérédité alternative ou mendélienne; l'accouplement de *Limnaea stagnalis* et de *L. auricularia* a donné des produits ressemblants à *L. peregra* qu'on a désigné sous le nom de « *peregroides* », voyant ici un cas d'hérédité atavique, *L. peregra* étant supposé l'ancètre commun des deux espèces accouplées (³).

A côté de ces essais occasionnels plus ou moins anciens, à résultats isolés et conséquemment un peu incertains, il n'y a que deux séries d'expériences suivies avec étude détaillée des produits; elles portent l'une sur les ***Helix nemoralis, hortensis*** et *austriaca*, l'autre sur les diverses espèces indigènes de *Limnaea* :

a) ***Helix*** : Des hybrides de ***H. hortensis*** et ***H. nemoralis*** présentaient la forme du péristome du premier et la couleur des lèvres et de la carène du second, c'est-à-dire que pour les caractères d'espèce il y a mélange (comme dans le cas ci-dessus des hybrides de ***H. planospira*** et ***H. setipila***) et hérédité en mosaïque (⁴), bien que pour quelques caractères ils soient considérés comme hybrides mendéliens (⁵); leur fécondité est

(¹) Clessin, Helix arbustorum *und ihre Varietäten*. (Correspondenzbl. Regensburg. Verein, 1882.)

(²) De Folin, *Sur le croisement des* Helix planospira *et* setopila. (Loc. cit.)

(³) Chaster, *A Cross between* Limnaea stagnalis *and* L. auricularia. (Journ. of Conch., vol. IX, 1900, p. 282.)

(⁴) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken*. (Loc. cit., 1906, pp. 233, 234 et 235.)

(⁵) Lang, *loc. cit.*, p. 232.

souvent réduite (comme celle des mêmes hybrides observés par Coutagne, plus haut) (1).

Toutefois, cette hybridation véritable n'est pas fréquente. Et *le plus souvent*, même entre deux espèces très voisines, il n'y a que de faux bâtards ou bâtards « unilatéraux » (2), avec ressemblance maternelle, les caractères « récessifs » de la mère passant notamment à la descendance (3). De nouveaux essais d'hybridation, entrepris sur ces deux mêmes espèces, ont confirmé cette ressemblance *unilatérale* (4).

Entre espèces moins voisines, *H. nemoralis* et *H. austriaca*, ou *H. hortensis* et *H. austriaca*, le résultat est *toujours* un faux hybride ou faux bâtard unilatéral, à ressemblance maternelle (5).

b) *Limnaea* : Pendant l'année 1918, j'ai tenté un certain nombre d'expériences de croisement, surtout dans les combinaisons où l'accouplement n'avait pas encore été constaté, et particulièrement avec la participation de *L. glutinosa*, parce que le caractère très spécial du manteau rabattu sur la coquille s'y reconnaît déjà avant la fin de la vie embryonnaire (6).

---

(1) LANG, *loc. cit.*, p. 231.

(2) LANG, *Fortgesetzte Vererbungsstudien. III. Falsche (einseitige) Bastarde von Tachea arten.* (ZEITSCHR. F. INDUKT. ABSTAMM.- UND VERERB.-LEHRE, Bd V, 1911, pp. 134 et 136.)

(3) LANG, *loc. cit.*, pp. 131 et 135. — Une confirmation de cette ressemblance exclusivement maternelle de ces « hybrides », se trouve dans la faible variabilité de la longueur de leur diverticulum, de leur dard et de leur pédoncule du réceptaculum seminis : caractère propre à *Helix hortensis* (mère), contrairement à *H. nemoralis* (père). (KLEINER, *Zeitschr. f. Indukt. Abstamm-. und Vererb.-Lehre*, Bd. IX, 1913, pp. 231, 240 et 299.)

(4) STELFOX, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1915, p. 313 : La descendance hybride de *Helix nemoralis* et *H. hortensis* étant d'une façon bien marquée *nemoralis*, par le dard, les glandes muqueuses (vésicules multifides) (meilleurs caractères distinctifs), etc.

(5) LANG, *loc. cit.*, pp. 131 et 135.

(6) A cause de ce caractère, l'espèce *glutinosa* est considérée comme appartenant à un autre sous-genre ou genre : *Amphipeplea*, par beaucoup de malacologistes : ADAMS, FISCHER, KOBELT, COOKE, TAYLOR, etc.

Ces essais ont été faits avec mes modestes installations personnelles, en prenant les précautions suivantes : Des individus adultes ont été pris en hiver (février), avant la période d'accouplement; cette précaution est indispensable, car les individus ayant déjà été accouplés, peuvent pondre plusieurs fois des œufs fécondés par du sperme du premier accouplement. Ces exemplaires ont été isolés deux à deux, par couples composites des diverses combinaisons ci-après, dans la plupart desquelles l'accouplement n'avait pas encore été observé.

L. glutinosa et *L. auricularia*; *L. glutinosa* et *L. palustris*; *L. glutinosa* et *L. stagnalis*; *L. glutinosa* et *L. peregra*; *L. peregra* et *L. stagnalis*; *L. peregra* et *L. palustris*; *L. palustris* et *L. stagnalis*; *L. auricularia* et *L. stagnalis*; *L. auricularia* et *L. palustris*.

Pour la généralité de ces combinaisons, l'expérience a été faite sur plusieurs couples séparés; et pour plusieurs d'entre elles, elle a été répétée l'année suivante. Dans chacune d'elles il y a eu des accouplements, le plus souvent dans les deux sens, c'est-à-dire chaque espèce « fécondant » l'autre à son tour: en outre, presque chaque accouplement a été suivi d'une ponte ou même de plusieurs; enfin la presque totalité de ces pontes ont pu être élevées jusqu'à l'éclosion et même au delà. Voici d'ailleurs les résultats obtenus ([1]) :

1. *L. glutinosa* et *L. palustris* : D'abord accouplement avec *glutinosa* fonctionnant comme mâle; le lendemain une ponte est déposée, offrant par la taille (3[cm]5 de long), la forme et le nombre des œufs (85, dont une coque à trois œufs), tous les caractères des pontes de *L. palustris*; un deuxième accouplement, avec *L. palustris* comme mâle, donna le lendemain une ponte, déposée par *L. glutinosa*, ayant tous les caractères des

([1]) Pelseneer, *L'hybridation chez les Mollusques*. (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CXLVIII, 1919, p. 1056.)

pontes de cette espèce (boyau cylindrique allongé, avec œufs disposés régulièrement en deux rangs, au nombre de 45 [1]; plusieurs jours après une troisième ponte fut déposée par *L. palustris*, et du même caractère que la première; le lendemain, quatrième ponte, déposée par *L. glutinosa* et analogue à la deuxième.

2. *L. glutinosa* et *L. auricularia* : Un premier accouplement a lieu, *L. glutinosa* fonctionnant comme mâle; une ponte est déposée peu après, par le *L. auricularia*, montrant tous les pontes de cette espèce : ruban de 10 centimètres de long, avec 310 coques, dont 3 à 2 œufs; un deuxième accouplement avec *L. auricularia* fonctionnant comme mâle, eut comme résultat une ponte déposée par *glutinosa*, avec tous les caractères des pontes normales de cette espèce : 68 œufs sur deux rangs, et près de 6 centimètres de long; plusieurs jours après les deux individus pondirent de nouveau, de la même façon; puis, à de courts intervales, *auricularia* déposa encore quatre pontes successives, toujours de même aspect.

3. *L. glutinosa* et *L. stagnalis* : Après un accouplement où *L. stagnalis* faisait fonction de mâle, *glutinosa* pondit, deux fois successivement, à quelques jours d'intervalle; les pontes étaient du caractère normal de l'espèce.

4. *L. glutinosa* et *L. peregra* : Deux couples furent isolés; pour chacun, *glutinosa* fonctionna comme mâle; les *peregra* pondirent chacun trois fois : pontes et œufs semblables à ceux des *peregra* accouplés entre eux.

5. *L. peregra* et *L. stagnalis* : Accouplements dans les deux sens, suivis de pontes, dont chacune offrait la forme, la taille

---

[1] La disposition des œufs en deux ou trois rangées longitudinales est caractéristique pour cette espèce; la longueur de la ponte y est de 3 à 6 centimètres et le nombre d'œufs y atteint jusqu'à 68, soit plus que n'en indique Moquin-Tandon; la taille de la ponte y dépasse aussi la longueur renseignée par lui.

et le nombre d'œufs caractéristiques pour l'espèce de l'individu qui la déposa; malheureusement la ponte de *stagnalis* fut dévorée par la mère.

6. *L. peregra* et *L. palustris* : A la suite d'un accouplement où *palustris* joua le rôle de mâle, *peregra* déposa en deux semaines quatre pontes ayant, par la forme, la taille et le nombre d'œufs, les caractères des pontes normales de *L. peregra*.

7. *L. auricularia* et *L. stagnalis* : Leur accouplement ne fut pas observé; mais chacun des deux individus pondit : *auricularia* deux fois, *stagnalis* une fois, tous deux comme normalement.

8. *L. palustris* et *L. stagnalis* : Quatre couples séparés donnèrent tous des pontes; mais pour trois d'entre eux, ce fut seulement *palustris* qui déposa des œufs; dans le quatrième, les deux espèces remplirent successivement le rôle de femelle et pondirent; partout les pontes étaient semblables à celles que dépose normalement l'espèce.

9. *L. palustris* et *L. auricularia* : Pour plusieurs couples, un seul accouplement a été observé, *auricularia* jouant le rôle de femelle et déposant dans la suite plusieurs pontes successives. Celles-ci étaient par tous leurs caractères des pontes normales de *L. auricularia*; de même, les embryons qui en sortirent ne présentaient que des caractères maternels exclusivement.

Il y eut donc :

1. Pour *L. glutinosa*, des pontes après accouplement : α. Avec *L. stagnalis*, β. avec *L. palustris*, γ. avec *L. auricularia*.

Ces trois sortes de pontes ont évolué et éclos. Toutes étaient semblables aux pontes normales de *L. glutinosa*, par les caractères de l'enveloppe, des coques et des œufs; c'est-à-dire qu'elles

étaient allongées, en forme de boyau cylindrique à bords parallèles, de 3 à 6 centimètres de long, assez coriaces relativement ; les œufs y étaient disposés régulièrement en deux (plus rarement trois) rangées longitudinales, au nombre de 20 à 68 ; elles leur étaient pareilles aussi par la durée de l'évolution : une quarantaine de jours par temps froid ; enfin également par les caractères des embryons et des nouveau-nés : tous semblables entre eux et aux embryons éclos normaux (de *glutinosa* par *glutinosa*) : gros, pâles (rien qu'avec du pigment jaune), à manteau rabattu sur le bord de la coquille, laquelle est globuleuse et à spire courte. Les différences étaient plus grandes entre certains individus d'une même ponte qu'entre ceux de pontes de diverses origines.

2. Pour *L. palustris*, des pontes après accouplement : α. Avec *L. glutinosa*, β. avec *L. stagnalis*.

Ici encore toutes les pontes étaient pareilles à des pontes normales de *L. palustris* (accouplé à *L. palustris*) ; et les embryons qui en sortirent étaient — malgré leur diversité d'origine — pareils entre eux et à des embryons normaux de l'espèce mère : petits, fortement pigmentés en noir, et à coquille moyennement allongée, et brunâtre.

3. Pour *L. peregra*, des pontes après accouplement : α. Avec *L. glutinosa*, β. avec *L. stagnalis*, γ. avec *L. palustris*, jouant le rôle de mâles.

Ces diverses pontes, toutes semblables entre elles et identiques aux pontes normales, donnèrent à l'éclosion des jeunes pareils aux nouveau-nés normaux : pâles (très peu pigmentés), à coquille jaunâtre, avec spire courte.

4. Pour *L. auricularia*, des pontes après accouplement : α. Avec *L. glutinosa*, β. avec *L. stagnalis*, γ. avec *L. palustris*.

Ces pontes et leur contenu offrirent toujours les caractères de ceux que donne normalement *L. auricularia* accouplé avec un

individu de sa propre espèce : pontes larges et longues, avec de très nombreux œufs, irrégulièrement distribués et produisant des embryons peu pigmentés avec cependant une masse sombre dans la partie postérieure du pied, et pourvus d'une coquille jaunâtre et courte.

5. Enfin, pour *L. stagnalis*, des pontes après accouplement : α. Avec *L. palustris*, β. avec *L. auricularia*.

Pontes et embryons furent pareils aux produits normaux de *L. stagnalis* : à leur naissance, les jeunes étaient pigmentés à la tête et à la partie antérieure du pied; leur coquille était jaune et allongée; et après quelques jours cette forme allongée et la couleur claire de la coquille étaient encore plus reconnaissables.

De sorte que dans tous ces accouplements dits « adultérins » ou d'hybridation, et sans qu'aucune exception ait été observée, chaque individu dépose des œufs et pontes du caractère de sa propre espèce : par la grandeur et la couleur des œufs, la grandeur et la forme des coques, la grandeur et la forme de la ponte et la disposition des coques dans son intérieur. Et ceci n'est d'ailleurs que très naturel, puisque ces œufs et cette enveloppe de la ponte sortaient de sa glande génitale et de son oviducte, où ils avaient pris naissance.

Mais en outre, dans chaque ponte, tous les embryons présentaient également les caractères maternels, c'est-à-dire ceux de l'espèce qui a pondu, caractères très reconnaissables dès l'éclosion, et mieux encore quelques jours après, par la forme de la coquille (1).

---

(1) Ainsi s'explique le caractère que présentait la descendance provenant d'un *Limnaea auricularia*, après accouplement avec un *L. stagnalis* jouant le rôle de mâle. D'après les observations de Chaster (voir ci-dessus, p. 667), ces produits ressemblaient à *L. peregra*. Or, les embryons de *L. auricularia* et ceux de *L. peregra* se ressemblent, en effet, beaucoup.

Les deux séries d'expériences, celles sur *Helix* (1) et celles sur *Limnaea*, conduisent donc à des résultats et à des conclusions identiques : Les hybrides bispécifiques de Gastropodes Pulmonés sont des hybrides unilatéraux, présentant exclusivement les caractères maternels, même lorsque les espèces accouplées sont très voisines. Dans ce dernier cas seulement, il peut y avoir *quelquefois* des hybrides véritables : il s'en est présenté occasionnellement pour *Helix hortensis* et *H. nemoralis* [du même sous-genre *Tachea*], et pour *H. planospira* et *H. setipila* (du même sous-genre *Campylaea*) (p. 667). Et alors, il y a chez eux hérédité mélangée et non hérédité mendélienne (p. 667).

Ces faux hybrides résultent du fait qu'il n'y a pas eu fécondation véritable, au sens strict du mot, mais embryogénèse sans amphimixie, ou « parthénogénèse » sans conjugaison, induite par du sperme étranger, celui-ci n'étant qu'un simple stimulant, comme peuvent l'être diverses substances chimiques. On a donc affaire ici à un phénomène de pseudogamie, et particulièrement de pseudogamie « avec paternité cinétique (2) ».

Je n'ai naturellement pas examiné un à un *tous* les œufs de chaque ponte obtenue; mais, au moins dans les œufs pondus par les *Limnaea auricularia*, *L. palustris* et *L. glutinosa*, isolés et accouplés avec des individus d'espèce différente, il n'y a eu émission que d'un seul globule polaire, qui s'est visiblement conservé jusqu'au delà du stade gastrula; ce globule unique

---

(1) LANG, *Ueber die Mendelschen Gesetze, etc.* (LOC. CIT., 1906, pp. 231 à 235.) — *Die Bastardirung von* Helix hortensis *Müller und* Helix nemoralis *L., ein Untersuchung zur experimentelle Vererbungslehre.* Jena, 1898. — *Fortgesetzte Vererbungsstudien.* III. *Falsche (einseitige) Bastarde von Tachea-Arten.* (LOC. CIT., 1914, pp. 131 à 136.)

(2) GIARD, *Dissociation de la notion de paternité.* (COMPTES RENDUS SOC. BIOL. PARIS, t. LV, 1903, p. 497.) — On pourra remarquer que ces produits « bâtards » ont, comme les produits parthénogénétiques, les chromosomes de leurs noyaux, non réduits (BALTZER, *Ueber die Chromosomen der* Tachea (Helix) hortensis, T. austriaca *und der sogenannten einseitige Bastarde* T. hortensis *et* T. austriaca. [ARCH. F. ZELLFORSCH., Bd XI, 1913, p. 151].)

(caractéristique des œufs parthénogénétiques) ne s'est jamais divisé lui-même : ce que fait souvent le premier globule polaire de nombreux Gastropodes, dans les cas de fécondation normale.

Il en est, en somme, pour les Gastropodes comme pour d'autres groupes zoologiques, par exemple les Échinodermes, où les hybrides bispécifiques sont également unilatéraux, à caractères exclusivement maternels [1].

B. Lamellibranches : Ici il ne peut plus être question d'accouplement, mais de fécondation plus ou moins artificielle, puisque le sperme est toujours émis dans l'eau. Les exemples supposés ou observés sont aussi fort peu nombreux. On en a cité seulement parmi les Huîtres d'Europe [2] ou les Najades d'Amérique [3]. Le seul cas expérimental indiscutable est celui de *Pholas candida* et de *P. crispata* : les œufs de chaque espèce ont été traités par du sperme de l'autre; de part et d'autre, il y a eu segmentation et formation de larves, tout comme pour les œufs normaux témoins; mais les larves n'ont pas atteint leur métamorphose en captivité, de sorte qu'il n'a pu être constaté à quelle espèce se rapportaient les caractères des « hybrides » obtenus, tant est grande la ressemblance des larves des deux espèces [4].

3° Hérédité après accouplement entre formes de genres entièrement différents. — Cas tout à fait exceptionnel, donnant éventuellement des « hybrides » bigénériques :

A. Pour une même classe ou ordre (Pulmonés) : *a*) Accouplement de *Pupa cinerea* et de *Clausilia* « *laminaris* » (ou

---

(1) Hagedorn, *On the Purely Motherly Characters of the Hybrids produced from the Eggs of Strongylocentrotus.* (Arch. Entwickl.-mech., Bd XXVII, 1909, pp. 1-20.)

(2) Montaugé, *Sur l'hybridation et la fécondation des Huîtres.* Bordeaux, 1880. — Gressy, *Les Huîtres métisses.* Vannes.

(3) Hybrides (?) de *Margaritana margaritifera* et de *Anodonta undulata* (1902).

(4) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (Loc. cit., p. 78.)

bidentata) [1] : constaté une vingtaine de fois, mais sans que les produits aient été observés.

b) *Stenogyra* (*Rumina*) *decollata* et *Helix variabilis* [2].

c) et *d*) *Stenogyra decollata* et *Hyalinia cellaria*; *Stenogyra decollata* et *Helix pisana* [3].

e) *Arion empiricorum* et *Limax cinereus* [4].

f) *Pupa sp.* et *Bulimulus sp.* [5].

g) *Pyramidula rotundata* et *Vitrea lucida* [6].

h) *Limnaea peregra* et *Planorbis corneus* [7], exemple extraordinaire entre une forme dextre et une forme sénestre.

Dans ces divers exemples, il n'y a généralement pas eu de produits obtenus ou du moins observés; et au surplus, il n'y a certainement pas eu fécondation véritable, malgré un accouplement effectif; puisque les « hybrides » bispécifiques ci-dessus étaient de faux hybrides, à plus forte raison le sont aussi les hybrides bigénériques dont il s'agirait maintenant.

Il y aurait eu progéniture dans les deux cas suivants :

1. Pour *Stenogyra* (*Rumina*) *decollata* et *Hyalinia cellaria* [8].

---

(1) LECOQ, *Note sur les accouplements adultérins de quelques Mollusques*. (JOURN. DE CONCH., t. II, 1851, p. 245.)

(2) Accouplement constaté par ASTIER et par GASSIÈS, *Observations sur une note de M. Lecoq relative aux accouplements adultérins de quelques Mollusques*. (JOURN. DE CONCH., t. III, 1852, p. 107.)

(3) GASSIÈS, *Métis de* Rumina decollata. (ACTES SOC. LINN. BORDEAUX, 1879, p. 230.)

(4) LOCARD, *Études sur les variations malacologiques, etc.* (ANN. SOC. AGRIC., HIST. NAT. LYON, 5e série, t. III, 1883, p. 515.)

(5) TAYLOR, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 374.

(6) CAZIOT, *Note on the pairing of* Pyramidula rotundata (*Müll.*) *with* Vitrea lucida (*Drap.*). (PROC. MALACOL. SOC. LONDON, vol. V, 1902, p. 11.)

(7) W. LANG, *On the pairing of* Limnaea pereger *with* Planorbis corneus. (PROC. MALACOL. SOC. LONDON, vol. VII, 1907, p. 310.)

(8) GASSIÈS, *loc. cit.*

2. Pour le même *Stenogyra decollata* et *Helix pisana*, les hybrides étant souvent scalariformes et étranges, usuellement *semblables à la mère* (1) : cette particularité (la mère étant *Stenogyra decollata*) confirme l'absence de fécondation réelle ; et cette ressemblance maternelle concorde avec ce qui est connu dans d'autres groupes pour des hybrides bigénériques (2).

B. Hybrides de classes différentes : On peut choisir ici encore des formes à type de segmentation différent ; j'ai fait ainsi des essais de fécondation artificielle d'ovules de *Pholas candida* par du sperme de *Patella vulgata* (3). Les œufs se développèrent en se segmentant à la façon suivie chez la mère *(Pholas)* et donnèrent des larves identiques à celles de *Pholas candida*. A plus forte raison que chez les hybrides bigénériques précédents, il n'y avait pas eu conjugaison.

C. Hybrides d'embranchements différents : Le développement d'œufs d'Oursin *(Strongylocentrotus)* a pu être provoqué par du sperme de Lamellibranche *(Mytilus)* et de *Chiton*, mais sans qu'il y ait fusion de deux pronuclei mâle et femelle (4) ; le même résultat a été obtenu par du sperme de Gastropode *(Chlorostoma)* sur des ovules de *Strongylocentrotus franciscanus* (5) ; le sperme de *Nassa (Ilyanassa) obsoleta* a provoqué

---

(1) Gassies, *ibid.* — Taylor, *A Monograph, etc.*, vol. I, p. 374. — Scharff, *Notes on a hybrid* Rumina decollata. (Journ. of Conch., vol. II, 1879.)

(2) Échinodermes : des hybrides bigénériques de genres qui se segmentent différemment (*Echinus microtuberculatus* et *Sphaerechinus granularis*) ont donné des larves « hybrides » à segmentation maternelle (Boveri, 1891). — Amphibiens : des ovules de *Pelodytes punctatus* ou de *Bufo calamita*, fécondés par du sperme de *Triton alpestris*, se sont développés, la division n'affectant que le pronucleus femelle, comme dans une parthénogénèse (Bataillon, 1906).

(3) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 78.)

(4) Kupelwieser, *Versuche über Entwicklungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma*. (Biol. Centralbl., Bd XXVI, 1906, pp. 745-748.)

(5) Loeb, *The mechanistic Conception of Life*. Chicago, 1912, p. 198.

un début d'évolution (élimination des globules polaires) sur des œufs de Némertien *(Cerebratulus)* [1]; enfin, j'ai obtenu moi-même la segmentation (conformément au type maternel) des œufs de *Pholas candida* par l'action du sperme d'Annélide *(Hermella alveolata)* (1913).

De tout ce qui précède, il résulte donc que l'hérédité de propriétés et caractères des *deux* parents n'est possible que lorsque ceux-ci appartiennent à la même espèce (représentée éventuellement par des variations ou des races plus ou moins distantes), et exceptionnellement quelquefois lorsqu'ils sont de deux espèces très voisines l'une de l'autre (dont la dissociation n'est peut-être pas encore complètement réalisée : *Helix nemoralis* et *H. hortensis,* du même sous-genre *Tachea* d'une part, et *Helix planospira* et *H. setipila*, du même sous-genre *Campylaea* d'autre part).

Enfin, dans ces seuls cas connus d'hybridation bispécifique véritable, l'hérédité est mélangée et non mendélienne (p. 667).

7. — Influence de la durée et du milieu sur l'hérédité.

1° Durée. — L'influence de la durée n'est pas négligeable lorsqu'il s'agit de l'héritabilité ou de la non-héritabilité d'une variation.

Une variation est d'autant mieux fixée ou susceptible d'être transmise et perpétuée qu'elle a été déterminée par l'influence d'une action exercée plus fréquemment ou pendant un temps plus long, en d'autres termes, par l'influence d'une action qui, dans l'évolution phylogénétique, s'est fait sentir sur un plus

---

(1) Morse. *Arteficial parthenogenesis and hybridization in the eggs of certain invertebrates.* (Journ. Exper. Zool., vol. XIII, 1912, p. 471.)

grand nombre de générations. C'est ce qui a été reconnu notamment au sujet des Mollusques suivants :

a) *Achatinella* des îles Sandwich : La rapidité de l'évolution y dépend de la rapidité de succession des générations (1).

b) *Planorbis multiformis* : l'hérédité y progresse avec les générations (« loi d'hérédité accélérée ») (2).

c) Pulmonés terrestres : La fixité d'un caractère y est simplement proportionnelle à l'ancienneté de ce caractère, ancienneté mesurée non par le temps, mais par le nombre de générations pendant lesquelles il s'est transmis sans modifications (3).

d) Nudibranches (*Eolis papillosa*) : Des variations individuelles y peuvent devenir héréditaires après plusieurs générations (4).

e) *Cerion glans* : Il y a fixation héréditaire de caractères par l'influence de la durée, notamment par la multitude des générations successives (5).

f) *Helix hortensis* et *H. nemoralis* : L'hérédité, au cours des générations, peut s'accroître (6).

---

(1) Gulick, *On Diversity in Evolution under one Set of external Conditions.* (Journ. Linn. Soc. London [Zool.], vol. XI, 1873, p. 504.)

(2) Hyatt, *The genesis of the tertiary species of* Planorbis *at Steinheim.* (Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 1880, p. 27.)

(3) Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* (Loc. cit., 1895, pp. 185 [et 170].)

(4) Hecht. *Contribution à l'étude des Nudibranches.* (Mém. Soc. Zool. France, t. VIII, 1896, p. 24.)

(5) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion Landschnecken der Bahama-Inseln.* (Loc. cit., pp. 459 et 461.) — Voir aussi, du même auteur, *Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsache.* (Comptes rendus du VIe Congrès internat. Zool., 1905, p. 207 : il y a progression dans l'hérédité d'un caractère au cours des générations.)

(6) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken.* (Loc. cit., p. 252.)

g) Gastropodes sénestres : On a vu plus haut (p. 656) que la variation sénestre, non héritable au début (lorsqu'elle apparaît isolément), peut devenir héritable avec le temps.

Mais, d'autre part, cette puissance de l'hérédité peut aussi *diminuer* avec le temps, c'est-à-dire que l'hérédité d'un caractère n'est pas indéfinie, à cause des obstacles qu'elle rencontre, et notamment dans l'action du milieu : autrement, on ne constaterait jamais de variation d'une génération à l'autre. Le temps qui consolide l'hérédité dans son ensemble rend cette transmissibilité moins parfaite dans les détails et le fait progressivement.

La constatation en a été faite notamment par l'étude des variations chez les *Helix* du sous-genre *Tachea (H. hortensis, H. nemoralis)* où l'hérédité, au cours des générations, peut s'accroître ou *diminuer* [1].

Mais cette variation de l'hérédité (en plus ou en moins), au cours des générations, n'est pas propre aux seuls Mollusques ; et, en dehors de leur groupe, bien d'autres exemples ont été signalés où cette action de la durée s'exerce sur l'hérédité des variations.

En résumé, la durée de la vie individuelle a donc une influence certaine sur la rapidité de l'évolution, c'est-à-dire sur la rapidité de la « fixation » des variations. Les espèces à vie individuelle très longue, à reproduction tardive et réalisée un petit nombre de fois seulement pendant une longue période, ne sont probablement pas susceptibles de variations aussi rapidement héréditaires.

Au reste, ici comme ailleurs, il y a parallélisme entre l'espèce et l'individu. Tout comme un individu peut s'adapter *progressivement* à un changement important dans son milieu (voir IVe partie, p. 612), de même l'espèce entière ou une partie de celle-ci, dans une région déterminée, est à chaque génération

---

(1) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, etc.* (Loc. cit., p. 252.

nouvelle, par suite de l'action continue d'un facteur extérieur dans une même direction [1], de plus en plus adaptée au milieu, par la constitution de ses cellules et de ses organes.

2° Milieu. — On peut remarquer, dans l'hérédité de certaines variations, des changements en rapport avec un changement dans les conditions de milieu. Des influences extérieures peuvent ainsi contrecarrer notamment les règles mendéliennes de l'hérédité; et de là on peut conclure que ce qu'on a appelé affaiblissement ou imperfection des « dominantes » ou renforcement des récessives sont peut-être la conséquence de cette influence de l'environnement.

A. Chez *Partula otaheitana*, le phénomène s'observe tant pour le caractère du sens de l'enroulement que pour celui de la couleur de la coquille. C'est ainsi que des individus de cette espèce ovipare et amphidrome provenaient de quatre vallées différentes successives; de la première vallée à la dernière :

a) Le nombre d'embryons sénestres va en diminuant fortement, leur proportion étant successivement 100 %, 73 %, 55.5 % et 0 % [2].

b) Le nombre d'embryons plus clairs que le parent va en décroissant rapidement de 88.7 % à 41 % [3], tandis que la proportion d'embryons plus colorés que le parent va en croissant de 11.3 % à 58.8 % [4].

---

(1) Ortmann, *Science*, vol. XXVII, 1908, p. 546 : « Hereditary variations are only to be expected if the variation of environment *keeps on in the same direction*, that is to say where it ceases to be a fluctuation and to become a mutation » (dans le sens de Waagen, *non de De Vries*).

(2) Mayer, *Some Species of* Partula *of Tahiti*. (Loc. cit., p. 124 et tableau p. 133.)

(3) Mayer, *loc. cit.*, p. 133.

(4) *Ibid.*, p. 133.

B. Chez *Limnaea megasoma*, l'hérédité de la forme à spire allongée est supprimée quand cette forme est remise dans les conditions naturelles en liberté [1].

C. Chez *Limnaea* « *profunda* » (variation abyssale de *L. peregra*), lorsque des pontes de la profondeur sont élevées en milieu « littoral » favorable, elles donnent des individus de la forme *peregra* ; au contraire, en milieu défavorable (basse température, lumière faible, etc.), la descendance montre la forme *foreli* de la variation *profunda* [2].

D. Action égale du milieu sur les éléments reproducteurs (germinaux) et sur les éléments du reste du corps (somatiques). Il n'est pas d'une grande importance pour la recherche des facteurs de l'évolution, de savoir s'il y a variation directe, simultanée et indépendante (« induction parallèle ») sur le germen et le soma, ou bien s'il y a variation sur le soma d'abord, puis indirectement, par l'intermédiaire de celui-ci, sur les éléments germinaux. Mais il est très vraisemblable que le phénomène peut se réaliser par les deux voies.

a) Influence directe : L'influence du milieu s'exerce surtout sur les organes externes; et l'on a vu (pp. 407 et suiv.) que c'est parmi ceux-ci que se trouvent les organes les plus variables. Or les éléments germinaux (gonades ou organes reproducteurs) ne sont pas toujours cachés « au centre de l'organisme », internes et abrités, et par là moins accessibles et trop peu exposés pour être susceptibles de recevoir du milieu ambiant aucune modification *directe*.

On peut citer, en effet, divers exemples de Mollusques à

---

(1) Whitfield, *Description of* Lymnaea (Bulimnaea) megasoma, *Say, etc.* (Loc. cit., p. 34.)

(2) Roszkowsky, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (Rev. suisse de Zool., t. XXII, 1914, p. 518.)

gonades superficielles, notamment dans les Lamellibranches : *Clavagella* a l'ovaire partiellement dorsal et superficiel; *Saxicava* présente la gonade (mâle ou femelle) recouvrant même dorsalement le péricarde; beaucoup d'autres ont la gonade superficielle et ventrale, dans la masse saillante (*Pecten* hermaphrodite), et même dans des saillies plus ou moins ramifiées de la masse viscérale dans la cavité palléale (donc dans le milieu extérieur) : *Montacuta*, *Axinus*, Lucinidae divers.

Et si l'action évolutive de l'environnement ne s'exerçait utilement que sur le germen *seulement*, ces formes ainsi organisées seraient plus sensibles que les autres à l'action des agents extérieurs, ce qui n'est pas le cas.

Au surplus, d'une façon générale, les organes génitaux superficiels ou profonds, leur structure et leur fonctionnement montrent, aussi bien que les autres organes, qu'ils subissent l'influence des conditions extérieures.

1. Dans les espèces intercotidales, la glande génitale renferme des œufs moins nombreux et beaucoup plus gros que dans les espèces voisines vivant sous le niveau de la mer basse : par exemple chez *Cenia cocksi*, où ils sont de 25 à 30 fois plus volumineux que chez *Hermaea bifida* (¹).

2. Des genres marins ovipares deviennent vivipares dans les régions subpolaires et abyssales (IVᵉ partie, p. 521).

3. Des espèces parasites acquièrent aussi ce régime vivipare (*Enteroxenos*, certains *Lepton*, etc.).

4. Les larves parasites de *Anodonta* sont pondues vivantes.

5. Chez divers Pulmonés terrestres, on a trouvé « l'appareil sexuel si sensible en général aux influences du milieu (²) ».

(¹) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (LOC. CIT., 1911, p. 71, pl. XXII, fig. 3.)

(²) COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme chez les Mollusques de France*. (LOC. CIT., p. 226.)

Dans ces diverses modifications, il est impossible de dire, à priori, si c'est directement ou indirectement que les éléments germinaux ont été influencés. Mais il y a des exemples où l'influence indirecte, par l'intermédiaire des éléments somatiques, est indéniable.

b) Influence indirecte : L'hérédité de caractères larvaires est une preuve de la transmissibilité de variations acquises par réaction des éléments somatiques sur les éléments germinaux. Divers appareils (tels que le velum) sont des organes acquis secondairement, sous l'influence des conditions du milieu, *pendant la vie larvaire*, à la durée de laquelle leur existence est limitée.

Or, au moment où ces appareils disparaissent, les éléments reproducteurs ne sont, non seulement pas encore fonctionnels, mais même bien souvent, pas encore différenciés. Et quand ces éléments reproducteurs sont formés, les causes *propres à la vie larvaire* qui ont engendré ces caractères larvaires, ont cessé d'agir. Les cellules germinales (qui transmettent le caractère à la descendance) n'ont donc pu être influencées directement.

Le simple bon sens indique d'ailleurs que la fécondation ne peut agir comme cause efficace de variation, qu'à la condition que les parents (c'est-à-dire leurs éléments somatiques) soient déjà eux-mêmes variés.

Il est difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de décider dans un grand nombre de cas si une variation a son origine dans la modification des éléments germinaux ou dans celle des éléments somatiques. Mais s'il est certain que toutes les cellules dérivant d'un même œuf, au moment où elles se constituent, ont des propriétés héréditaires semblables, il est certain aussi que dans la suite elles peuvent se différencier sous l'influence des facteurs extérieurs ou des cellules voisines. Il est également certain que les cellules germinales subissent directe-

ment ou indirectement ces influences, et que dans bien des cas elles sont modifiées indirectement par l'intermédiaire des éléments somatiques, préalablement modifiés par le milieu.

On pourrait donc donner comme conclusion à ce chapitre celle qu'exprimait en 1906 Montgomery : « Our conclusion is that variation, progressive or regressive, and also mutation, in fact any inherited modification of the race, is instituted by stimulus of the environment, by a change not appearing first within the germ plasm (1) ».

II. — Hérédité de variations acquises.

La question qui se pose n'est pas de savoir si *les* variations acquises sont héréditaires ou non; elle est moins simple et en même temps plus précise : Il s'agit de savoir quelles sont les variations acquises qui sont héréditaires, et quand elles le sont.

Ce qui se transmet à l'œuf, et par lui au descendant, ce sont des propriétés; et les caractères (les variations étant des caractères nouveaux) ne sont en somme que la manifestation de ces propriétés de l'œuf. Mais tout fonctionnement suffisamment prolongé laisse une trace (propriétés et caractères) dans l'organisme, dans tout l'organisme, y compris éventuellement les éléments reproducteurs; puis, de ceux-ci, propriétés et caractères passant à la descendance, des acquisitions nouvelles peuvent devenir héréditaires.

A priori déjà, on peut dire que des variations acquises sont héritables; car :

D'une part, beaucoup de variations faibles ou continues sont héritables (p. 652);

---

(1) Montgomery, *The Analysis of Racial Descent in Animals*. New-York, 1906, p. 146.

D'autre part, la généralité des variations faibles ou continues sont dues à l'action du milieu (IVe partie, pp. 479 et suiv.), c'est-à-dire « acquises ».

Cette hérédité de variations acquises n'est pas toujours aisée à démontrer par une expérience, à cause du temps prolongé que nécessite souvent la fixation d'une propriété nouvelle. Mais à défaut de démonstrations expérimentales nombreuses, on peut en trouver des preuves par l'observation, dans le développement individuel, et outre ces dernières, dans le développement phylogénétique des divers groupes. Et les données morphologiques fournissant ce dernier ordre de preuves suffiraient, par voie indirecte, pour imposer l'adoption de la transmissibilité de variations acquises, si même il n'y en avait pas de vérifications expérimentales satisfaisantes sur des variations actuelles.

Partisans et adversaires de l'hérédité des variations acquises ont discuté bien des fois certains cas de caractères acquis héréditaires ; mais ce sont presque toujours les mêmes exemples qui reviennent dans ces débats ; et parmi eux, il n'en est pour ainsi dire jamais qui se rapportent aux Mollusques.

J'apporte donc ici, pour les verser à la discussion, les exemples relatifs à leur groupe, que l'on peut donner à l'appui de cette héritabilité.

Mais auparavant je dois encore faire remarquer que variations congénitales et variations acquises ne sont pas exactement opposées les unes aux autres ; et que, notamment, variations acquises comprend davantage que « variations non congénitales », car un certain nombre au moins des variations congénitales (ou prénatales) sont aussi acquises, c'est-à-dire engendrées par des causes extérieures (voir VIe partie, III). Et d'autre part, si une variation anciennement héréditaire apparaît usuellement de bonne heure, d'une façon précoce, la réciproque n'est pas vraie ; et un caractère précoce (congénital ou prénatal) n'est pas nécessairement héréditaire, comme le veulent les adversaires de l'hérédité des variations acquises.

1. — Variations acquises héréditaires et variations acquises non héréditaires chez les Mollusques.

1° Variations héréditaires. — Parmi les exemples suivants, on remarquera une série de propriétés et de caractères dont la constitution ou la disparition ne sont nullement provoquées par les conditions *présentes* du développement. En d'autres termes, il y a des caractères d'adaptation à un facteur extérieur, acquis jadis à l'un ou l'autre moment de l'existence individuelle, qui réapparaissent sous forme de *caractères embryonnaires* chez des descendants qui ne sont plus soumis à l'action de ce facteur. La transformation de ce premier caractère en ce second ne peut avoir été obtenue que par voie héréditaire. Une multitude de phénomènes embryonnaires s'expliquent facilement par l'hérédité de caractères acquis et sont inexplicables sans elle. C'est le cas pour bien des organes rudimentaires.

A. Velum : Certains Mollusques *fluviatiles* montrent, dans leur développement, le stade veliger des formes se développant en mer, dans un vaste espace aquatique; exemple parmi les Lamellibranches : *Dreissensia polymorpha*. Or le velum est une *acquisition* larvaire (cercle cilié [céphalotroque] devenu saillant). Et la même chose s'observe pour les Mollusques se développant *entièrement* dans la coque de l'œuf et éclosant sous la forme adulte : *Neritina* (ovipare), *Melania* (vivipare), les Pulmonés fluviatiles (*Limnaea*, etc.) et, parmi les Gastropodes marins : *Purpura lapillus, Littorina rudis* (vivipare), *Odostomia rissoides*, etc. ; le velum acquis s'y est conservé héréditairement (comme les ébauches fœtales du placenta, qui réapparaissent dans le développement *in vitro* : Brachet) ; de même encore, les *Nucula* incubés conservent leur velum (test) (¹).

B. Parasitisme : C'est une variation acquise qui fait que les larves d'espèce parasite ne peuvent achever leur développement

(¹) Drew, *The Life History of* Nucula delphinodonta (*Mighels*). (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XLIV, p. 382.)

ailleurs que dans ou sur leur hôte normal : larves parasites d'Unionidae, larves de Gastropodes Gymnoglosses (Eulimidae, *Entoconcha*).

C. Organe apical larvaire : Cet appareil du veliger est une autre acquisition larvaire, conservée comme le velum, dans les formes à développement intracapsulaire *(Buccinum undatum)* [1].

D. Crochets des larves « *glochidium* » : Ces appareils de fixation ont été acquis secondairement par les larves d'Unionidae devenues parasites ; ces crochets apparaissent héréditairement dans le développement avant que la larve se fixe. Cette forme larvaire *glochidium* est héréditairement conservée dans les quelques Najades qui ont secondairement perdu le parasitisme larvaire : *Strophitus edentulus, Anodonta imbecillis* [2].

E. Absence héréditaire de radula dans les parasites : La radula est un organe très archaïque dans les Mollusques. Secondairement, un certain nombre d'entre eux l'ont perdue, notamment les parasites. Cette perte ou gymnoglossie est une variation acquise sous l'influence du facteur extérieur : régime parasitaire. Or ce caractère est hérité ; et alors que dans tous les Mollusques à radule, cet appareil se constitue *très tôt*, chez tous les parasites dont le développement est connu *(Odostomia, Entoconcha, Enteroxenos)*, aucune trace ne s'en montre plus.

F. Un certain nombre de Gastropodes, soit par adaptation à la vie terrestre (Pulmonés), soit par adaptation à la vie pélagique (Thécosomes droits : *Cavolinia, Clio*, etc.), ont perdu le ctenidium originel des Mollusques ; et l'examen de leur développement montre qu'aucune trace de branchie cténidiale ne se conserve chez eux, même sous forme de rudiment : la disparition acquise du ctenidium y est donc héritée.

---

(1) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., 1911, p. 46.)

(2) Lefevre and Curtis, *Metamorphosis without parasitism in the Unionidae*. (Science, n. s., vol. XXXIII, 1911, p. 863.) — Howard, *A second case of metamorphosis without parasitism in the Unionidae*. (Ibid., vol. XL, 1914, p. 353.)

G. Coquille larvaire supplémentaire de *Lamellaria* : Cette première coquille larvaire, caduque, non homologue à celle des autres Mollusques, est une acquisition en rapport avec la longueur de la vie larvaire libre ; elle apparaît héréditairement, bien avant l'éclosion de la larve des *Lamellaria* (¹).

H. Yeux larvaires (branchiaux) des Lamellibranches : Quelques familles de cette classe possèdent des yeux larvaires, acquis au cours du développement libre (*Mytilus*, *Avicula*, *Arca*, *Anomia*, etc.). Ces organes manquent, en effet, à tout âge dans les plus anciens des Lamellibranches : les Nuculidae. Or, ils sont conservés à l'état adulte, donc fixés héréditairement, chez plusieurs d'entre eux, malgré une coquille épaisse qui les recouvre (*Arca*, *Mytilus*, etc.), ou des deux côtés, à l'état larvaire, disparaissant chez l'adulte, du côté de la fixation (*Anomia*, *Meleagrina*) (p. 524).

I. Incapacité de vivre dans l'eau salée normale : Certains Mollusques d'origine marine récente, confinés dans des eaux plus ou moins saumâtres ou immigrés dans l'eau douce, sont devenus incapables de vivre encore dans l'eau salée normale :

a) *Dreissensia polymorpha* (originaire de la mer pliocène aralo-caspienne), immigré dans l'eau douce.

b) Des *Littorina* tropicaux confinés dans les eaux plus ou moins saumâtres (²).

Ces formes ont constitué ainsi des espèces au moins « physiologiques » d'abord ; et si la comparaison en était possible avec leurs ancêtres immédiats éteints, à défaut de différence morphologique dans les coquilles, des différences morphologiques d'organisation ne seraient nullement improbables.

(¹) PELSENEER, *loc. cit.*, pp. 24 et 25.
(²) GIBBONS. *Variation in tropical* Littorina. (JOURN. OF CONCH., vol. I, 1874, p. 339.)

J. Dissimilitude des valves : Les *Ostrea* sont caractérisés non seulement par l'inégalité de leurs deux valves, mais encore par leur dissimilitude structurale : la valve gauche (attachée ou « inférieure ») est sans couche prismatique déjà chez le jeune; cette particularité est acquise par suite des conditions mécaniques extérieures de la fixation directe par la substance même de la coquille; et la valve fixée étant ainsi la valve modifiée, « it is a case of inherited or acquired characteristics (1) ».

K. Sinus byssal : Les Lamellibranches byssogènes sont originairement symétriques (*Arca*, etc.); mais de nombreuses formes en sont couchées sur un côté et alors la valve inférieure est échancrée par un « sinus byssal ». Tels sont notamment la généralité des Pectinidae et des organismes voisins.

Ce sinus est donc une variation acquise par suite de la fixation sur un côté et engendrée mécaniquement par la pression du byssus. Or, cette variation acquise est héréditaire : elle apparaît, en effet, au stade libre, dans de très jeunes individus, *avant la fixation par le byssus*, donc sans être engendrée mécaniquement par ce dernier, comme à l'origine.

La preuve s'en trouve dans le genre *Pecten* : les *Pecten* ont le sinus byssal constitué dès le *début* de la dissoconque (2), alors qu'ils ne sont pas fixés aussitôt, et bien avant la fin de la vie libre. *P. irradians* en est un exemple bien net, montrant que ces formes passent, après la « prodissoconque » et depuis la constitution de la dissoconque, par trois phases biologiques distinctes successives :

a) Phase de reptation ;

b) Période byssale ;

c) Période natatrice.

---

(1) Jackson, *Phylogeny of the Pelecypoda ; the Aviculacea and their Allies.* (Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. IV, 1890, p. 318.)

(2) Jackson, *loc. cit.*, p. 336, pl. XXVIII, fig. 10.

Or, on voit déjà sur la dissoconque très jeune, encore lisse, un sinus byssal dès la fin de la prodissoconque (fig. 281, I, *s. b.*) (¹).

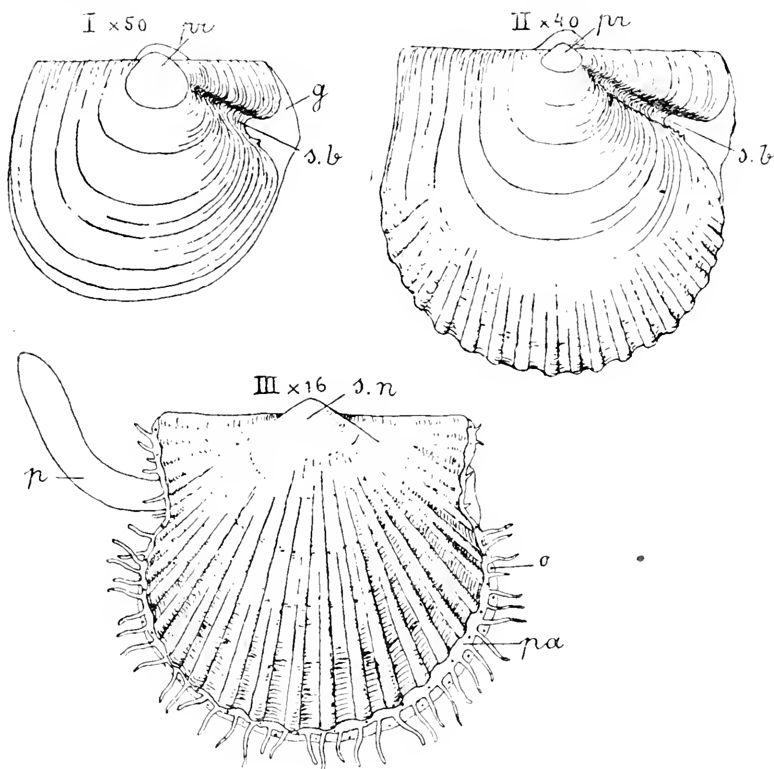


Fig. 281, I. — Jeune *Pecten irradians*, stade népionique précoce, encore lisse, vu du côté droit, × 50, montrant le sinus byssal commençant avec le stade initial de la dissoconque. *g*, valve gauche; *s. b*, sinus byssal; *pr*, prodissoconque; d'après Jackson. — Fig. 281, II. — Jeune *Pecten irradians*, plus âgé que le précédent, montrant déjà le commencement des côtes rayonnantes, × 40, vu du coté droit; d'après Jackson. — Fig. 281, III. — Jeune *Pecten irradians*, plus âgé que le précédent, avec côtes rayonnantes bien développées, × 16, vu du côté gauche, les tentacules du lobe droit n'étant pas représentés. *o*, œil; *p*, pied; *pa*, manteau; *s. n*, stade népionique précoce tout à fait lisse (correspondant à la fig. 281, I); d'après Jackson.

Et les côtes rayonnantes de la coquille apparaissent elles-mêmes au cours de la croissance, au bord des valves (fig. 281, II)

(¹) Bernard, *Recherches ontogéniques et morphologiques sur la coquille des Lamellibranches*. (Ann. Sci. nat. [Zool.], 8e série, t. VIII, 1898, p. 132 [*P. opercularis, P. varius, P. maximus*].)

agrandies, *longtemps* avant la fixation par le byssus ; et quand la croissance est telle que la dissoconque lisse ne forme plus relativement qu'une très minime partie de la surface (fig. 281, III), la phase libre (reptatrice) n'est pas encore terminée. C'est-à-dire que la fixation par le byssus ne se fait que longtemps après que le sinus byssal de la coquille s'est constitué ([1]).

Mais il y a plus : il existe des formes, voisines de *Pecten*, qui sont fixées non par le byssus, mais par la substance même de la valve inférieure. Ainsi en est-il, par exemple, pour les *Spondylus*, qui ont perdu le byssus.

Or l'observation des jeunes individus de ce genre montre que *S. asperrimus* présente dès la phase initiale de la dissoconque, un *sinus byssal* à la valve droite ([2]) ; il en est pareillement pour *S. croceus*, *S. variegatus*, *S. ducalis*, *S. varius* ([3]) ; et de même aussi pour *S. guederopus*, où la jeune dissoconque et l'adulte fixé montrent également un stade *Pecten* avec sinus byssal à la valve droite ([4]).

L. Sillon de la glande byssogène : Chez les *Pecten*, Lamellibranches asymétriques, ce sillon sur le pied est asymétrique : oblique, à partie dorsale (postérieure ou en bas dans la position physiologique) déviée vers la droite ; c'est là une asymétrie acquise par la fixation sur le côté droit. Des espèces qui ne filent plus de byssus à l'état adulte ont encore cet orifice allongé de la glande byssogène, oblique et asymétrique,

---

([1]) Il en est ainsi dans les diverses espèces dont les jeunes stades ont été observés : *P. glaber* montre déjà, dès la fin de la vie larvaire, un large sinus byssal. (Odhner, *Beiträge zur Kenntniss der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien*. [Zool. Anz., Bd XLIV, 1914, p. 159].)

([2]) Jackson, *loc. cit.*, pl. XXVII, fig. 4.

([3]) *Ibid.*, 1890, p. 351.

([4]) Bernard, *Troisième note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches (Anisomyaires)*. (Bull. Soc. géol. France, 3e série, t. XXIV, 1896, p. 441.)

dévié vers la droite; par exemple : *P. tenuiscostatus* ([1]), *P. inflexus* ([2]), etc.

M. Asymétrie des deux foies : C'est un caractère éminemment gastropodien, acquis au cours de l'évolution phylétique, avec la torsion du corps. Mais divers Nudibranches redevenus secondairement symétriques, ont réacquis une symétrie secondaire de certains organes internes, et notamment des deux foies : *Limapontia* ([3]), *Cenia* ([4]). Or, dans le développement, l'asymétrie des foies est conservée et, au début de l'ontogénie, ces organes sont très inégaux ([5]) : ce caractère acquis est donc conservé héréditairement.

N. Ornementation secondaire de la coquille : Des Mollusques testacés, lorsqu'ils sont étroitement accolés à une surface accidentée (autre Mollusque à coquille ornementée), en reproduisent le relief sur leur propre coquille; divers Gastropodes (voir IVe partie, p. 585), Lamellibranches, et parmi ces derniers, *Anomia* (p. 585).

Anomia se fixe dès son plus jeune âge. Quand il le fait sur un autre Lamellibranche à coquille pourvue de côtes, tel que *Pecten*, sa valve inférieure, à mesure de sa croissance, s'applique étroitement sur le substratum en en épousant ainsi tout à fait le relief : le bord libre de cette valve est donc sinueux ou en ligne brisée. Aussi la fermeture efficace de cet *Anomia* n'est-elle assurée que par le développement du bord de la valve supérieure

---

([1]) DREW, *The Habits, Anatomy, and Embryology of the Giant Scallop* (Pecten tenuicostatus *Mighels*). (UNIV. OF MAINE STUD., n° 6, 1906, pl. IV, fig. 8.)

([2]) PELSENEER, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique), 1911, pl. XII, fig. 3.)

([3]) VAYSSIÈRE, *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille*. II. (MÉM. MUS. MARSEILLE, t. III, 1888, p. 145.)

([4]) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (LOC. CIT., p. 73.)

([5]) PELSENEER, *ibid.*

identique à celui de la valve inférieure. De sorte qu'au cours de la croissance, les deux valves (l'inférieure d'une façon immédiate, l'autre par l'intermédiaire de la précédente) reproduisent exactement le relief de ce substratum, c'est à-dire les côtes du *Pecten*.

Or il a été rencontré des *Anomia*, fixés sur des rochers lisses, et montrant cependant sur leur coquille, une ornementation pectiniforme, comme les individus fixés sur des *Pecten*. Et l'on sait que les *Anomia* ne se déplacent pas. La disposition présentée n'étant pas déterminée par le support actuel, ne peut donc avoir été causée que par l'hérédité ([1]).

O. Coloration de la valve inférieure : Dans certains Pectinidae, la valve inférieure (droite) est différemment colorée, parfois incolore (IVe partie, p. 528). Cette particularité, conséquence du plus faible éclairage, est devenue régulièrement héréditaire dès les premiers stades (nageurs) dans divers *Amussium : A. pleuronectes*, *A. japonicum*, etc., tout comme chez les Poissons Pleuronectes, où, comme on sait, cette particularité ne disparaît pas quand la face inférieure est éclairée (Cunningham, 1893).

P. Asymétrie : Un certain nombre de Lamellibranches, par suite de la fixation sur le côté, sont devenus asymétriques; cette asymétrie secondaire, *acquise*, porte sur de multiples organes : coquille, muscles du byssus, adducteur, rectum, sinus byssal, etc. Or elle est héréditaire avant la fixation, c'est-à-dire qu'elle apparaît déjà dans les stades jeunes encore libres, donc quand la cause déterminante n'existe pas encore ou en l'absence de l'excitation qui a été la cause première de l'asymétrie acquise.

([1]) Labbé, *La Thigmomorphose et la variation lente dans le genre* Anomia. (Bull. Soc. Sci. Ouest France [Nantes], 3e série, t. II, 1913, p. xliv.)

Ainsi cette asymétrie est héritée dès le début du stade dissoconque, qui est déjà inéquivalve avant la fixation, chez :

a) *Ostrea : O. edulis* ([1]), *O. virginiana* ([2]), *O. flabellula* ([3]).

b) *Avicula stampinensis* ([4]).

c) *Placunanomia patelliformis* ([5]).

d) *Pecten : P. irradians* ([6]), bien avant l'apparition des côtes rayonnantes, c'est-à-dire bien avant la fixation et l'asymétrie (voir fig. 281 II, p. 691).

e) *Anomia ephippium*, dont la larve veliger possède déjà l'asymétrie marquée par le sinus byssal de la valve droite (future valve fixée) ([7]).

Q. D'ailleurs, les organes rudimentaires, en général, ne sont pas seulement une preuve que de nombreuses variations sont lentes à s'établir (voir IIIe partie, p. 412, et IVe partie, p. 613), mais en même temps une preuve de l'héritabilité de semblables variations, c'est-à-dire une preuve que des variations acquises sont transmissibles.

En effet, la rudimentation ne se fait pas brusquement d'une génération à une autre; mais elle a lieu lentement et progressivement. Cette rudimentation est une acquisition; c'est une variation acquise sous l'influence d'un facteur du milieu; et cette variation acquise peut être héréditaire, puisque l'organe

---

([1]) Horst, *De Ontwikkelingsgeschiedenis van den Oester* (Ostrea edulis *L.*). (Tydschr. Ned. Dierk. Vereen., Suppl. Deel I, 1884, pl. XVIII, fig. 36.)

([2]) Jackson, *The Phylogeny of the Pelecypoda*. (Loc. cit., p. 312.)

([3]) Bernard. *Troisième note sur le développement et la morphologie de la coquille des Lamellibranches*. (Loc. cit., t. I, 1896, p. 447, fig. 15 et 447.)

([4]) Bernard, *ibid.*, p. 427.

([5]) *Ibid.*, p. 443.

([6]) Jackson, *loc. cit.*, pl. XXVIII, fig. 10.

([7]) Morse, *Remarks on the Relations of* Anomia. (Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. XIV, 1874, p. 153, fig. 1 et 2.) — Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique), 1911, pl. IV, fig. 3.

ne réapparaît pas si les conditions rudimentantes ont disparu.

Cette irréversibilité est une preuve de la fixité (c'est-à-dire de l'hérédité) de ces caractères acquis. Or, de cette hérédité dans l'acquisition de la rudimentation, on peut conclure à l'hérédité dans l'acquisition d'un développement progressif d'organe. L'édification d'un organe est due à l'apparition d'un fonctionnement nouveau, c'est-à-dire à une réaction de l'organe contre le stimulus des conditions extérieures (automorphisme). L'organe apparaissant insensiblement est héréditaire, comme sont héréditaires les organes se rudimentant insensiblement, chacun d'eux avec les nouveaux caractères qu'il acquiert en modifiant son usage, en plus ou en moins.

Au surplus, un certain nombre d'auteurs qui ont étudié les Mollusques, ont en même temps examiné cette question de la transmissibilité héréditaire des modifications acquises; et l'on peut remarquer qu'ils ont conclu à l'hérédité de diverses variations acquises, par exemple à propos des formes suivantes :

Planorbis multiformis, où l'on voit l'apparition héréditaire de caractères acquis (1);

Ostrea, dont la modification de la valve gauche (attachée) est une caractéristique acquise héréditaire (2);

Mollusques en général (3);

Céphalopodes (*Loligo pealei*), où une variation fréquente dans la segmentation de l'œuf peut être héréditaire (4);

Pulmonés : Quand les circonstances produisant certaines variations sont de caractère permanent et affectent la masse des

---

(1) HYATT, *The genesis of the tertiary species of* Planorbis *at Steinheim*. (ANNIV. MEM. BOSTON SOC. NAT. HIST., 1880, p. 27.)

(2) JACKSON, *The Phylogeny of the Pelecypoda*. (LOC. CIT., 1889, p. 318.)

(3) DALL, *Dynamic influence in Evolution*. Washington, 1890.

(4) WATASE, *Studies on Cephalopods*. I. *Cleavage of the Ovum*. (JOURN. OF MORPH., vol. IV, pp. 291 et 294 [« since the eggs from the same animal show similar variation in cleavage, such a tendency to vary may become hereditary »].)

individus d'une espèce de tout un district, la forme modifiée devient héréditaire et constitue une sous-espèce, variété géographique ou race (1);

Voluta : Les espèces argentines « présentent des variations provenant du genre de vie » (donc acquises) « et devenues héréditaires (2) »;

Najades : « That variations are produced by the surrounding conditions, and that these variations may be transmitted (3) »;

Nudibranches (*Eolis papillosa*), où « les jeunes issus d'individus en état de variation naissent avec des variations héréditaires » par suite « des conditions spéciales d'habitat et surtout d'alimentation venant à se réaliser pour plusieurs générations successives (4) »;

Partula, où « the constitutions and inherited tendencies of the snails of any given valley are quite different from those of the snails of any other valley (5) »;

Pecten : « Experimental work has also proved the inheritance of these environmental induced changes (6) »;

Chitonidae et Pulmonés (7);

---

(1) TAYLOR, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, 1894, p. 59.)

(2) LAHILLE, *Contribucion al Estudio de las Volutas argentinas*. (REV. MUS. PLATA, t. II, 1895, p. 34.)

(3) ORTMANN, *On Separation, ant its bearing on Geology and Zoogeography*. (AMER. JOURN. OF SCI., 4e série, vol. IV, 1896, p. 69.)

(4) HECHT, *Contribution à l'étude des Nudibranches*. (MÉM. SOC. ZOOL. FRANCE, t. VIII, 1896, p. 24.)

(5) MAYER, *Some species of* Partula *of Tahiti. A Study in Variation*. (LOC. CIT., 1902, p. 123.)

(6) DAVENPORT, *Quantitative Studies in the Evolution of* Pecten. *Comparison of* Pecten opercularis *from three localities of British Isles*. (PROC. AMER. ACAD. ARTS AND SCI., vol. XXXIX, 1903, p. 145.)

(7) PLATE, *Ueber die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprincips und Problem der Artbildung*. Leipzig, 1903, p. 145 : « Dass somatogene Eigenschaften erblich sein können »; et spécialement *Cerion : Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion Landschnecken der Bahamas-Inseln*. (ARCH. F. RASSEN- UND GESELLSCH. BIOL., Bd IV, 1907, pp. 458 et 459.)

Lamellibranches (adducteurs) : « Les dispositions anatomiques permettant les mouvements de bascule des valves se sont réalisées peu à peu par les efforts des Mollusques dirigés dans des sens déterminés et ensuite transmises par hérédité [1] » :

Helix [2] ;

Gastropodes (velum) [3] ;

Partula, dans les nouvelles variations desquels : « their young prove the fixity of their newly acquired characters, in the majority of cases [4] ».

2° Variations non héréditaires. — D'autre part, diverses variations acquises par la coquille (Gastropodes) ne se sont pas révélées héréditaires expérimentalement :

A. Variation acquise sous l'influence du milieu confiné : Allongement et étroitesse des premiers tours de spire chez *Limnaea megasoma* ; cette variation disparaît dans les individus provenant de ponte de parents « variés » de la première génération, remise et éclose dans les conditions normales [5].

B. Variations acquises par l'influence du milieu « abyssal » : *a*) *Limnaea abyssicola* (variation de *L. lacustris*), dont une ponte mise en aquarium dans des conditions « littorales » manifeste une tendance très marquée à retourner au type dès la première génération (p. 642).

---

(1) Marceaux. *Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparée des muscles adducteurs des Mollusques acéphales.* (Arch. Zool. expér., 5e série, t. II, 1909, p. 462.)

(2) Lang, *Ueber Vererbungsversuche.* (Verh. deutsch. Zool. Gesellsch., 1909.)

(3) Pelseneer. *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes.* (Loc. cit., 1911, p. 142.)

(4) Crampton, *The Principles of Geographical Distribution as illustrated by Snails of the genus* Partula *inhabiting Southeastern Polynesia.* (Verh. VII intern. Zool. Kongr., 1912, p. 648.)

(5) Whitfield, *Description of* Limnaea (Bulimnaea) megasoma, *Say, etc.* (Loc. cit., p. 34.)

b) *L. profunda* (variation de *L. peregra*), dont une ponte, mise en milieu littoral, donne aussi une nouvelle génération de la forme *peregra* (*ovata*) ([1]).

C. Variation acquise sous l'influence probable d'une action mécanique : La variation brusque scalariforme de *Planorbis complanatus* n'a jamais été reconnue héréditaire (p. 642).

3° Mais il n'y a pas, pour les variations acquises, de séparation brusque entre l'héritabilité parfaite et la non-hérédité absolue et complète. Car on rencontre des stades intermédiaires entre ces deux états.

Ainsi, dans des variations d'autres espèces de *Limnaea*, on a constaté que le retour au type originel n'est *pas brusque*, ne se fait que progressivement et demande plusieurs années ou générations successives, marquant ainsi une hérédité maintenue d'une façon relative.

a) *Limnaea involuta* : Après *plusieurs* générations en captivité, la spire rentrante de la forme « *involuta* » s'est effacée, et la forme *peregra* a réapparu ([2]).

([1]) ROSZKOWSKY, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman*. (LOC. CIT., pp. 493 et 517.)

([2]) MORE, Limnaea involuta *probably a variety of* Limnaea peregra. (ZOOLOGIST, 1889, p. 154.) — WILLIAMS (*Zoologist*, 1889, p. 235) n'accepte pas cette identification et tient *L. involuta* pour une « espèce » alpine. La forme en question a d'ailleurs été rencontrée en diverses stations, en dehors de l'originale : Ashburton (PHILLIPS, Limnaea involuta *in County Cork* [IRISH NATURALIST, vol. XVIII, 1910]); Barley Lake, Comté Cork (PHILLIPS, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1909, p. 253); Lough Crincaum, Comté Killarney (DE VISMES KANE, fide TAYLOR, *A Monograph, etc.*, vol. I, 1894, pl. I, fig. 4); et chaque étang tourbeux de cette région possède sa variation à aspect particulier, dont chacune est intermédiaire entre les deux formes en question : *L. peregra* et *L. involuta* (STELFOX, *A List of the Land and Freshwater Mollusks of Ireland* [PROC. IRISH ACAD., vol. XXIX, 1911, p. 111]). L'organisation de *L. involuta* est d'ailleurs celle de *L. peregra* (GOODSIR, *An Account of the Anatomy of* Limnaeus involutus (ANN. MAG. NAT. HIST., 1re série, vol. V, 1840]); et au surplus, il y a au Musée de Dublin des coquilles d'apparence normale de *L. peregra*, avec l'indication : « Progeny of *L. involuta*, reared under artificial condition » (STELFOX, *loc. cit.*).

b) *Limnaea* « *raphidia* » : Forme très allongée de *L. stagnalis*, apparue une année dans le lac Silan près de Nantua; l'an d'après, se montra une forme intermédiaire entre *L.* « *raphidia* » et *L. stagnalis*, et la troisième année seulement, la forme *stagnalis* seule régna sans partage (¹) : exemple nouveau de lent retour au type.

c) Même dans *L.* « *abyssicola* » ci-dessus, pour les jeunes de la première génération obtenue après cessation des conditions déterminant la variation (²), il est indiqué seulement qu'ils « présentent une tendance très marquée au retour à l'espèce type », c'est-à-dire que l'hérédité de la variation n'était pas effacée complètement.

d) Pour *L. megasoma*, on a obtenu le retour à la forme originelle en opérant sur la *première génération* qui présentait la variation; mais l'expérience n'a pas été refaite avec les générations ultérieures (³).

Conséquemment, tout comme les variations « congénitales », il est bien certain que les variations acquises ne sont pas toujours héréditaires. Mais dans la lutte entre l'hérédité, d'une part, et la modification par le milieu, d'autre part, ce n'est pas toujours le même facteur qui l'emporte.

2. — Conditions fondamentales de la perpétuation des variations acquises.

1° Opposition entre héritabilité et perpétuation. — Il y a à distinguer ici entre l'hérédité ou transmissibilité et la fixation réelle ou perpétuation d'une variation. Ce sont là, en effet, deux choses essentiellement différentes au point de vue du résultat effectif final.

(¹) Locard, *L'influence du milieu sur le développement des Mollusques.* (Loc. cit., 1892, p. 106.)

(²) Roszkowsky, *Contribution à l'étude des Limnées du lac Léman.* (Loc. cit., p. 379.)

(³) Whitfield, *Description of* Limnaea (Bulimnaea) megasoma, *Say, etc.* (Loc. cit., p. 34.)

Il ne suffit pas qu'une variation soit transmissible pour qu'elle donne naissance à une race, variété ou espèce nouvelle. Il faut, pour qu'elle puisse se fixer, qu'elle s'étende à une nombreuse descendance; et pour cela, qu'elle soit présente sur de nombreux individus contemporains (p. 653).

Car si même la variation est transmissible, mais peu fréquente, il n'y aura, par suite du très petit nombre d'individus *qui peuvent la transmettre*, que bien peu de spécimens de la génération suivante sur lesquels elle pourra se manifester, surtout si le caractère n'est présent que dans un seul des progéniteurs. Il faudrait donc, pour qu'elles soient régulièrement perpétuées, que les quelques individus qui en sont exceptionnellement affectés puissent être artificiellement choisis, isolés dans une petite communauté et fécondés exclusivement entre eux.

Or, d'une façon très générale, les variations discontinues sont isolées (II[e] partie, p. 371) : elles n'apparaissent que sur un nombre très limité d'individus, un sur des centaines de mille ou sur des millions. Conséquemment, ces variations d'apparence discontinue et rares doivent être celles qui sont *le plus rarement fixées ou perpétuées*; car elles doivent être inévitablement noyées par l'amphimixie, effacées par le croisement avec les très nombreux individus normaux ou non variés de la même façon, c'est-à-dire qu'elles sont éliminées dans la transmission par ce simple fait qu'elles sont peu nombreuses ou *isolées*.

Les écarts brusques ou très saillants sont ainsi toujours supprimés par l'amphimixie, s'ils ne l'ont pas été déjà par la sélection. Et il y a de la sorte un retour plus ou moins rapide à la moyenne ou au type, non plus par descendance (comme suivant la loi de Galton), mais par absence de descendance.

Conséquemment, et contrairement à la paradoxale « loi de Delbœuf », les variations isolées n'ont pas de chances d'être fixées et elles sont ainsi sans influence appréciable sur l'évolution future.

2° Fréquence. — Parmi les facteurs qui peuvent intervenir pour faire varier, en plus ou en moins, la perpétuation de variations acquises, il y a donc d'abord la fréquence de ces variations.

Le fait que l'isolation des variations est un obstacle grave à leur perpétuation apparaît chez les variations d'apparence continue : on a vu (pp. 641 et 643) que si des individus à variation discontinue, pareils entre eux, sont accouplés en captivité (c'est-à-dire réunis *artificiellement* dans ce but), la variation peut cependant ne pas s'hériter (*Helix pomatia* sénestres, *Planorbis corneus* albinos, etc.).

Parfois, dans les mêmes conditions artificielles, une variation d'apparence discontinue est héritée : *Helix aspersa* sénestres (p. 656).

Mais *dans la nature*, la variation d'apparence discontinue disparaît ordinairement par suite de l'amphimixie, conséquence de l'impossibilité pour le petit nombre d'individus qui en sont affectés de s'unir entre eux.

Au contraire, les variations continues acquises, bien des fois orientées par effet cumulatif, sont le plus souvent héréditaires, même parmi les plus faibles, quand elles sont fréquentes (ce qui est le cas habituel), c'est-à-dire quand l'amphimixie ne peut les faire disparaître.

C'est d'ailleurs une très universelle constatation, qui ne peut guère être mise en doute, que, pour qu'il se constitue un type nouveau, il faut que la variation apparaisse sur un grand nombre d'individus simultanément ou, en d'autres termes, qu'un caractère acquis ne se fixe héréditairement que s'il est amené par une variation fréquente, tandis que, dans le cas contraire, il est supprimé par l'amphimixie.

3° Durée. — On a vu, pour les variations en général, que la transmissibilité dépend de la durée et augmente au cours des générations (p. 678).

D'autre part, le fait que les caractères anciens sont moins variables (IIIe partie, p. 412) est aussi une preuve que la durée (nombre des générations) augmente et renforce l'hérédité. L'hérédité ancienne exige ainsi, pour être vaincue, une action prolongée du milieu dans un sens déterminé : c'est-à-dire que la durée est nécessaire pour que des caractères nouveaux ou nouvellement acquis se fixent héréditairement à leur tour. Leur hérédité peut surtout s'accroître quand le facteur générateur de la variation continue à agir, en accumulant ses effets; c'est le contraire pour les variations acquises *brusquement*, qui sont difficilement fixées et perpétuées (il n'y a d'exception que dans le cas extraordinaire où une modification à l'origine — première segmentation de l'œuf — peut se répercuter sur la forme générale définitive : inversion).

Tout comme la variation apparaît plus ou moins vite, de même un caractère nouveau (résultant d'une variation acquise) devient héréditaire plus ou moins vite. Et l'insuccès éventuel de certaines expériences sur l'héritabilité de variations acquises est ainsi fort naturel. Il est aussi illégitime de conclure à leur non-hérédité après une seule génération, que de conclure à l'impuissance du milieu à faire varier une espèce, après une seule génération aussi.

Conséquemment, les variations acquises sous l'influence du milieu seront d'autant plus héréditaires que, dans l'évolution individuelle, le milieu aura agi depuis un moment plus précoce, c'est-à-dire depuis un plus jeune âge.

Et ce qui contribue à ce résultat, c'est que l'adaptation est d'autant plus parfaite que l'organisme qui s'adapte est plus jeune (IIIe partie, p. 419). Les êtres les plus jeunes subissent plus facilement et plus profondément l'influence du milieu par le fait qu'ils sont encore moins évolués, moins spécialisés, donc plus modifiables, plus plastiques; ce que démontrent notamment :

a) Le changement de couleur plus facile, suivant le milieu,

et l'élasticité de changement de coloration se perdant avec l'âge : *Elysia* (p. 425) (¹).

b) La régénération plus rapide chez les jeunes, souvent même impossible chez l'adulte : *Purpura*, *Limnaea* (p. 425).

c) L'adaptation plus aisée à de plus amples variations, par exemple pour la salure ou la dessalure : *Bythinia*, etc. (p. 424).

On peut encore noter à l'appui de cette héritabilité plus parfaite avec le temps, le fait que la disparition d'un organe dit rudimentaire est d'autant plus complète que sa perte est plus lointaine dans l'évolution phylogénétique. Ainsi le manque d'yeux est commun à un certain nombre de Gastropodes pélagiques; mais cette absence est complètement héréditaire chez les « Ptéropodes », qui ne montrent aucune trace d'œil dans le développement, tandis que *Janthina* montre encore deux yeux au stade veliger [2]. Or, les Ptéropodes sont connus depuis le Crétacé, tandis qu'on n'a rencontré des *Janthina* fossiles que dans les couches tout à fait supérieures du Tertiaire (Pliocène).

III. — Opposition entre hérédité et variabilité.

A. Les variations sont d'autant moindres par le nombre, l'ampleur, etc., que l'organisme est plus âgé; en d'autres termes, l'âge diminue la variabilité (fréquence et ampleur des variations) (IIIe partie, p. 423). C'est-à-dire qu'il y a stabilité croissante dans les individus comme dans les races. En effet, il

---

(1) Les Arthropodes sont à ce point de vue dans le même cas que les Mollusques : *Hippolyte* (Gamble [*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. LV, 1910]).

(2) Haddon, *Notes on the Development of Mollusca*. (Quart. Journ. Micr. Sci., vol. XXII, 1882, pl. XXXI, fig. 11, *c*.) — Il en est de même dans le développement des *Janthina* vivipares : Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 776.

y a ici un parallélisme avec la loi de « récapitulation », dans le fait que :

a) D'une part, chez un même groupe, les espèces différenciées ont une variabilité plus réduite que les moins spécialisées (IIIe partie, p. 430).

b) Et, d'autre part, dans une même espèce, les stades précoces (œuf, embryon, jeune) sont plus tolérants et plus variables que les phases plus avancées (IIIe partie, p. 419, et Ve partie, p. 703 ci-dessus).

Et précisément, ces phases plus âgées sont plus évoluées; et l'adaptabilité aux facteurs du milieu est plus grande dans les stades plus jeunes, qui sont plus réceptifs à ces influences, plus adaptables et plus plastiques, tandis que la plasticité devient moins grande avec l'âge et que l'effet de l'environnement ou du milieu diminue ainsi régulièrement depuis les premiers temps du développement.

B. D'un autre côté, les organes de formation récente ou cénogénétiques ne constituent que la réciproque des organes en rudimentation.

Et il en est de ces organes ou caractères jeunes comme des individus jeunes, des races plus jeunes (moins évoluées) et des groupes à leur origine : la variabilité y est plus grande. On a vu, en effet (IIIe partie, p. 412, etc.), qu'il en est ainsi pour les organes d'origine récente.

De sorte que, pour les caractères ou organes, les individus et les espèces (ou groupes zoologiques), la variabilité est d'autant plus réduite (limitée) qu'ils portent le poids d'une plus longue hérédité de variation (c'est-à-dire que cette variation date de plus de temps : plus grand âge ontogénique pour les individus, plus grand âge phylogénétique pour les organes ou espèces) ; et à une moins longue adaptation correspond au contraire une plus grande variabilité.

Pour tous, les deux mêmes facteurs : milieu (V^e partie, p. 681) et temps influent donc sur l'hérédité comme sur la variabilité.

C'est le milieu qui a créé l'hérédité (comme les variations); c'est le temps qui fait varier cette hérédité : d'abord en croissant, — nulle au début, cette hérédité a grandi avec le temps pendant lequel a duré l'influence du milieu, — puis en décroissant avec le temps, quand cette influence originelle a cessé ou a été vaincue par d'autres.

Il y a donc opposition entre hérédité et variation. Il apparaît en effet — par la variabilité plus grande des organes cénogénétiques — un rapport inverse entre l'hérédité, d'une part, et la variation, d'autre part. Tout comme les éléments cellulaires, les organes qui ont beaucoup évolué (en se spécialisant de plus en plus) ne sont plus aussi variables; là où l'hérédité (récente) s'est exercée depuis plus longtemps, la variabilité est moindre.

Par conséquent, serait fondé en fait, le principe énoncé jadis indépendamment et sous des formes un peu diverses par un certain nombre de naturalistes, que la variabilité fut beaucoup plus grande à l'origine de la vie (et des groupes et sous-groupes primitifs) et l'hérédité moins importante [1].

Cette « loi » envisage plutôt les individus et leurs groupes que les organes; elle est donc très analogue à celle exprimée relativement aux espèces, en termes également variés, par d'autres naturalistes et philosophes (IIIe partie, p. 433 : Réduction ou limitation de la variabilité).

---

[1] NAUDIN, *Les espèces affines et la théorie de l'évolution*. (BULL. SOC. BOTAN. FRANCE, t. XXI, 1874, p. 247.) — HURST, *Biological Theories*. (NATURAL SCIENCE, 1882, pp. 578 et suiv.) — SEDGWICK, *Variation and some Phenomens connected with Reproduction and Sex*. (REPORTS BRIT. ASSOC. ADVANC. SCI. [Dover], 1899, pp. 17 et 18.) — COUTAGNE, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (LOC. CIT., 1895, p. 185 : « On conçoit fort bien que l'évolution ait été très rapide à ses débuts, alors que l'hérédité n'avait pas, comme de nos jours, pour l'enchaîner dans des limites étroites, le souvenir d'un nombre immense de générations à peu près identiques ».)

IV. — Résumé.

I. — Dans les variations continues, l'expérience fait voir que l'héritabilité est fréquente, même pour les plus faibles ou les plus insignifiantes (pp. 652 et 653) ; pour les variations d'apparence discontinue, au contraire, l'héritabilité est rare (p. 646).

II. — Mais une même variation, dans la même espèce, peut être tantôt héréditaire, tantôt non héréditaire (p. 654) : il en est ainsi notamment, non seulement quand les deux parents appartiennent à deux états variés différents ou à deux races différentes (p. 657), mais encore lorsque les deux parents sont identiques (du même type normal ou de la même race : p. 654). Il est donc impossible de considérer l'hérédité comme une propriété d'une régularité constante et toujours pareille.

III. — Dans l'hybridation de variations et de races, l'hérédité est souvent non mendélienne (pp. 667 et 674). Dans l'hybridation bispécifique, l'hérédité paternelle est nulle (pp. 668, 674 et 677) : d'où le rôle négligeable de cette hybridation dans la formation d'espèces nouvelles.

IV. — Le milieu peut modifier l'hérédité (p. 681) ; il agit sur les éléments reproducteurs (germinaux) comme sur les éléments du reste du corps (somatiques) (pp. 682 et suiv.).

V. — Il y a des variations acquises héréditaires (p. 687).

VI. — Il faut distinguer entre héritabilité et perpétuation (p. 700) ; ce qui favorise surtout l'hérédité, c'est la durée pendant laquelle le facteur générateur de la variation a agi et le temps depuis lequel la variation a apparu (p. 702) ; ce qui favorise surtout la perpétuation d'une variation, c'est sa fréquence, c'est-à-dire le grand nombre d'individus sur lesquels elle se manifeste à la fois (p. 702).

VII. — L'hérédité et la variation sont souvent en raison inverse (p. 704).

SIXIÈME PARTIE

Unité des variations.

On a vu ci-dessus (II[e] partie) que c'est surtout au point de vue de l'intensité, de la fréquence et de l'orientation que l'on peut pratiquement subdiviser les variations; d'autre part, si le classement d'après l'époque d'apparition et d'après l'héritabilité n'est guère applicable d'une façon aussi générale, il n'en est pas moins très intéressant cependant de rechercher, chaque fois qu'il est possible, si une variation est antérieure ou postérieure à la naissance (p. 394, Variations congénitales), et encore si elle est héréditaire ou non (V[e] partie).

Mais cela fait, il importe de voir si, dans chacun de ces modes de classification en deux groupes, les deux sortes de variations reconnues (continues et discontinues, fréquentes et isolées, etc.) sont chaque fois complètement opposées par la nature ou le principe. C'est ce qu'il y a lieu d'examiner maintenant, en se basant sur les renseignements fournis par l'étude des Mollusques dans les chapitres précédents.

I. — Unité des variations quant à leur amplitude ou intensité.

Au sens mathématique du mot, l'évolution est nécessairement toujours discontinue; car, par suite de la limitation de la vie individuelle et par suite de la succession des individus constituant une lignée, il y a toujours discontinuité entre un organisme et sa descendance et conséquemment entre une forme et une autre — plus ou moins différente — qui en descend immédiatement; il y aurait discontinuité alors même qu'il y aurait parfaite identité entre celles-ci.

Mais au sens biologique, l'identité est exclusive de discontinuité; et cette dernière n'est même qu'un cas très spécial de l'évolution : c'est le *brusque* changement d'une forme spécifique en une autre et d'une génération déterminée à sa descendance immédiate. Tandis que la continuité est caractérisée par l'absence de ces brusques transformations.

Pour toute une école, les variations brusques ou discontinues sont d'une *autre nature* que les variations continues. Dans l'école opposée, on tient au contraire ces dernières pour identiques, quant à la nature, aux variations d'apparence discontinue.

Les mutationnistes partent de cet *axiome* que les espèces naissent seulement par variation brusque. Pour eux, les différences (variations) séparant une génération de la précédente, *dans une même espèce*, sont d'une autre essence que la différence (variation) séparant une espèce nouvelle, à sa naissance, de l'espèce même dont elle descend. C'est-à-dire que les différences spécifiques sont ainsi considérées comme d'une autre nature que les différences individuelles. Et il y aurait deux sortes de variabilité et de variation : celle qui s'exerce au sein de l'espèce — en soi quasiment immuable (1) — et celle qui, dans des circonstances exceptionnelles, s'exercerait d'une espèce à une autre.

On pourrait ici faire l'objection préalable que les espèces n'ont pas d'existence propre : elles ne sont constituées que par les individus; et ceux de ces derniers qui naissent d'une génération précédente avec des différences plus ou moins « spécifiques », ne sont pas engendrés *d'une autre façon* que ceux qui voient le jour avec des différences dites « individuelles ».

Mais en réalité, cette interprétation par les mutationnistes, des variations brusques et des différences spécifiques, est pure-

---

(1) De Vries, *Espèces et variétés*, trad. Blaringhem, p. 296 (Bibl. Sci. intern.) : « Les espèces ne varient pas; seuls quelques individus se transforment. »

ment hypothétique; elle ne constitue aucunement une explication biologique basée sur l'observation et l'expérimentation; elle affirme, mais ne démontre nullement, que les variations brusques et les différences spécifiques sont d'*une autre essence* que les variations continues et les différences individuelles; elle affirme, mais ne démontre pas, que ces variations brusques forment une exception réelle parmi les autres variations.

Des variations *réellement brusques* ou discontinues seraient miraculeuses et surnaturelles. Admettre l'existence de ces variations de nature exceptionnelle et leur donner une explication purement verbale constitue un simple expédient; et il est assurément plus conforme à l'esprit scientifique de tenter une simplification ou une unification possible, en tâchant de ramener à une règle générale. un fait, une particularité, un phénomène d'apparence exceptionnelle, isolée ou anormale.

De sorte que, toutes les fois qu'on se trouve en présence de faits exceptionnels, la première tâche qui s'impose est de rechercher, par tous les moyens, l'explication rationnelle qui pourra les faire rentrer dans la règle commune. Mais cette recherche exige souvent plus d'application et de peine que la constatation du fait « exceptionnel » lui-même!

Or, de l'étude détaillée des variations dans les Mollusques, il ressort des conclusions fort nettes sur ce point; elle montre, en effet, que les variations « brusques » sont :

a) D'apparence discontinue; et

b) De même nature que les autres variations.

1. — Apparence discontinue des variations « brusques ».

1° Continuité entre les individus. — L'amplitude de la variation ne caractérise pas exclusivement les variations discontinues; car on constate que l'écart peut être plus grand entre les deux extrêmes d'une même variation continue (ou même entre l'un

des extrêmes et la normale) qu'entre une variation discontinue et sa forme d'origine.

Les formes extrêmes de variation continue peuvent naître aussi de la forme normale, donc avec un écart qui peut paraître aussi brusque que celui qui sépare cette dernière et une variation discontinue éventuelle : elles présentent, par conséquent, la même « discontinuité » que celle-ci. Et cette discontinuité va en croissant, depuis les phases relativement faibles de variation continue jusqu'aux plus extrêmes. Et dans bien des cas cette discontinuité est énorme entre les individus extrêmes (premier ou dernier de la courbe de variation) d'une même variation continue et la moyenne normale; si bien qu'une variation discontinue peut être au total de moindre amplitude que l'écart de l'un de ces deux extrêmes à cette moyenne. De sorte que si l'on considère l'un de ceux-là, *isolé de ses intermédiaires*, il différera plus encore de sa forme originelle qu'une variation discontinue proprement dite.

Or, cette éventualité a pu et pourra encore se produire bien des fois; car les individus extrêmes, dans toutes les variations continues, sont peu nombreux (voir une courbe de variation quelconque) ; mais comme ils sont les plus « marqués », ils sont parfois les seuls que l'on remarque. Alors, les intermédiaires échappant, la variation et l'écart paraissent de l'ordre discontinu ou spécifique et sont même pris pour tels.

Ainsi, parmi les variations extrêmes de *Paludomus (Tanalia) aculeatus*, d'après un petit nombre d'exemplaires, on a établi *vingt-quatre espèces différentes*; par contre, « whatever characters we select as the grounds of classifications, the differences observable when but a small number of specimens are compared, are eliminated by specimens of intermediate characters when we attempt to apply such classification to a large number from various localities (¹) ».

(¹) Blanford, *loc. cit.*, 1862, p. 609.

Il en a été de même pour deux autres formes déjà citées dans l'introduction (p. 6) : l'une, dont les divers états ont été pris pour de multiples espèces rangées dans deux sous-genres différents *(Helix gualtierianus)*, l'autre, qui n'a pas donné lieu à la création de moins de *trente-quatre « espèces »*, distribuées dans plusieurs genres différents *(Tanganyicia rufofilosa)*.

Au reste, il est bien d'autres exemples qui le font voir :

A. Dans la même génération : Un trop petit nombre d'individus sont examinés, soit dans la même région, soit dans toute l'aire de dispersion de l'espèce considérée; alors la courbe de variation établie peut montrer deux ou plusieurs sommets, c'est-à-dire des angles rentrants. Mais l'examen de séries suffisantes révèle, dans la presque universalité des cas, des formes de passage montrant la continuité de la variation ; et dans le polygone ou courbe construit sur ces matériaux, on voit, pour n'importe quel caractère, la forme normale ou moyenne passer insensiblement aux formes les plus extrêmes, sans variation brusque ou discontinue [1].

La preuve s'en trouve non seulement dans les multiples exemples, déjà cités plus haut (pp. 373 et 699), rencontrés occasionnellement, mais surtout dans le fait que, chaque fois qu'on a cherché ces intermédiaires, on les a trouvés. Il en est ainsi notamment lorsqu'on a pu recueillir sur de grandes étendues, de très nombreux spécimens, ce qui était surtout possible

---

(1) Une courbe ou polygone « polymodal » (à plusieurs sommets) dans tout cas normal, est dû au petit nombre d'individus examinés ; exemples : *Physa gyrina*, p. 73 ci-dessus ; *Pyramidula alternata* (Baker, *Spire variation in* Pyramidula alternata [Amer. Natur., vol. XXXVIII, 1904, p. 663]), où, pour l'indice, le polygone est « trimodal » : mais il est dressé sur des exemplaires peu nombreux ! ; etc. — Et si, pour des individus nombreux, il se produit un dédoublement de la courbe ou polygone de variation, cela résulte, soit d'un dimorphisme régulier et constant, soit d'un accident dû à une cause naturelle (déformation causée par un parasite, etc.), soit, enfin, au mélange de deux types de variation (comme pour le cas du nombre des côtes dans *Cerion glans varium* de Nassau) (Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln* [Loc. cit., 1907, p. 449]).

pour les Gastropodes Pulmonés; aussi est-ce particulièrement chez eux, comme on va le voir, qu'on a rencontré bien des exemples de « chaînes géographiques » unissant le type spécifique à des variétés distinctes ou même à des espèces très voisines :

a) Parmi les *Arionta* de Californie, il y a passage graduel entre la variété haute et imperforée de *A. californiensis* des régions froides et humides, à la variété déprimée et ombiliquée des régions plus sèches et plus chaudes (respectivement : *A. vincta*, et *A. nemorivaga* d'une part, et *A. ramentosa*, *A. reticulata* et *A. birdgesi* d'autre part) (1), de même qu'entre *A. keletti* et ses variétés *A. redemita, tryoni, intercisa, crebristriata* et *stearnsiana* (2).

b) Parmi les *Iberus* de Sicile, on observe entre les formes de deux cantons, des intermédiaires de passage existant dans la zone intermédiaire : par exemple, entre *I. scabrinscula* et *I. sicana*, par *I. globularis* et *I. platycheles* (3).

c) Les *Limax (Amalia) carinata* et *sowerbyi* d'une part, et *L. gagates* et *carinata* d'autre part, passent insensiblement de l'un à l'autre (4).

d) Les formes *repellini* et *alpicola* de *Helix arbustorum* présentent, dans les stations géographiquement intermédiaires, des individus qui leur sont morphologiquement intermédiaires (5).

e) Les *Helix cespitum* et *H. terveri* d'une part, et *H. cespitum* et *variabilis* d'autre part, ont montré ces mêmes intermédiaires géographiques (6).

---

(1) Cooper, *On the law of variation in the banded California Land Shells*. (Proc. California Acad. Sci., vol. V, 1875, p. 122.)

(2) Cooper, *loc. cit.*, p. 123.

(3) Kobelt, *Excursionen in Sicilien. Die sicilianischen* Iberus. (Jahrb. deutsch. Malacoz. Gesellsch., Bd VIII, 1881, pp. 62 et 63.)

(4) Taylor, *A Monograph of the Land and Freshwater Mollusca of the British Isles*, vol. I, 1894, p. 59.

(5) Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France*. (Loc. cit., 1895, p. 174.)

(6) Coutagne, *ibid.*, pp. 100 et 129 respectivement.

f) Les diverses formes de *Cochlostyla ovoidea* sont reliées entre elles par des transitions insensibles (¹).

g) Les formes de *Nanina cincta*, espèce très polymorphe, constituent dans l'espace une série ou chaîne géographique continue, malgré que les extrêmes en soient fort distants, et qu'ils aient même été placés dans des sous-genres différents : *N. cincta* dans le sous-genre *Xesta*, et *Nanina limbifera* dans le sous-genre *Hemiplecta* (²).

h) Sur quatre vallées consécutives des îles Tahiti, *Partula otaheitana* montre dans les deux vallées moyennes les intermédiaires successifs entre les formes des deux vallées extrêmes (amphidromie avec dextrorsité prédominante, et amphidromie avec sinistrorsité prédominante, entre dextrorsité d'une part, et sinistrorsité d'autre part) (³).

i) Dans le genre *Ashmunella*, la variation *cooperae* de l'espèce *thompsoniana* est intermédiaire entre le type et la variation *porterae* (⁴).

j) *Goniobasis virginica* est très variable aux environs de Washington, mais tous les intermédiaires se rencontrent entre les diverses variations (⁵).

k) Chez *Helix nemoralis* et *H. hortensis*, il existe toutes les formes intermédiaires entre celle à cinq bandes fusionnées et

---

(¹) SUMNER, *The varietal Tree of a Philippine Pulmonate.* (LOC. CIT., p. 137 : « I found it possible to bridge over the gasp by insensible gradations, and, placing the most extreme forms at the termini of the branches, such a tree as I have represented was the result ».)

(²) P. und F. SARASIN, *Die Land-Mollusken von Celebes*, 1899, pp. 229 et 234, pl. XIX : « Die Endglieder der *Nanina cincta* Kette leben weit von einander entfernt », d'autres chaînes semblables y sont encore indiquées.

(³) MAYER, *Some species of* Partula *from Tahiti. A Study in Variation.* (MEM. MUS. COMPAR. ZOOL., vol. XXVI, 1902, p. 131 et 133.)

(⁴) COCKERELL, *Variation in the Snail-genus* Ashmunella. (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, vol. LV, 1903, p. 615.)

(⁵) BARTSCH, *Variation in* Goniobasis. (SCIENCE, new serie, vol. XXIII, 1906, p. 465 : « intergrades everywhere exists ».)

celle sans aucune bande; et les formes qui, en certains endroits, paraissent séparées sont, en d'autres places, reliées par d'abondants intermédiaires, unissant les deux extrêmes et démontrant leur continuité (1).

l) Chez *Cerion glans* des Bahama s'observe une chaîne géographique continue, depuis la forme à côtes fortes et saillantes mais peu nombreuses, jusqu'à la forme à côtes nombreuses et faibles. menant elle-même la forme lisse (2). Et l'on a pu conclure, à ce propos : « Ueberall sehen wir allmähliche Uebergang im Sinne Darwins, und nirgends plötzliche mutative Aenderungen im Sinne De Vries (3) ».

m) Les variétés *gerneri* et *rustica* de *Helix pomatia* vivent partout ensemble, avec toutes les transitions possibles (1) ; il y a d'ailleurs dans cette espèce tous les intermédiaires dans les variations de taille, dans les variations entre la forme normale et la forme globuleuse, entre celle-ci et la forme planorbaire, de même qu'entre la forme normale et la forme conique et entre celle-ci et la variation scalariforme (5).

n) La forme *Limnaea* « *involuta* » est spéciale au sud-ouest de l'Irlande; mais chaque étang de la région a sa forme distincte;

---

(1) LANG, *Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken.* (VERHANDL. SCHW. NATURHIST. GESELLSCH., 1906, pp. 245, 246 et 247, pl. III : « Es gibt also Populationen [« population » pris dans le sens opposé à lignée pure] in denen zwei Formen, die sich in gewissen Kolonien je scharf geschiedene Mutationen gegenüberstehen, durch kontinuierlich Reihen von Uebergangsformen verbunden sind, sich also wie Variationen verhalten, und zwar können zwei Extreme auf ganz verschiedenem Wege kontenuierlich miteinander verbunden sein ».)

(2) PLATE, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln.* (LOC. CIT., 1907, p. 603.)

(3) PLATE, *Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahamas.* (VERHANDL. DEUTSCH. ZOOL. GESELLSCH., 1906, p. 135.)

(4) BOLLINGER, *Zur Gastropodenfauna von Basel und Umgebung.* Bâle, 1909, p. 23.

(5) YUNG, *Les variations de la coquille d'*Helix pomatia. (ARCH. SCI. PHYS. ET NAT., t. XLIV, 1917, pp. 74 et 75.)

et ces diverses formes unissent *L. involuta* à *L. praetenuis,* et par celle-ci à l'espèce typique *L. peregra* (1).

Parmi les Gastropodes d'eau douce, on peut mentionner l'exemple de :

o) *Melania holandri,* dans la rivière Bosna (affluent de la Save) : Les individus du cours inférieur étaient minces et épineux, ceux du cours le plus supérieur, lisses et épais; dans la portion intermédiaire se trouvait une forme de passage, moins épaisse que ces derniers et sans épines (2).

p) Les diverses formes d'*Io* du Tenessee présentent aussi, depuis la partie supérieure des cours d'eau jusqu'à leur partie la plus basse, le passage progressif des formes lisses aux formes de plus en plus épineuses (14 « espèces ») (3).

q) Parmi les espèces marines, les formes « communes » étudiées à ce point de vue, ont révélé les mêmes intermédiaires quant à la forme, intermédiaires aussi quant à la station, par exemple : *Nassa reticulata* (p. 375); *Patella vulgata,* dont la forme « *intermedia* », marquant le passage entre les variétés *conica* et *depressa,* leur est également intermédiaire topographiquement (p. 375); *Pecten irradians,* dont les variations de couleur montrent des intermédiaires dans les individus de localités intermédiaires, etc. (4).

---

(1) STELFOX, *A list of the Land and Freshwater Mollusks of Ireland.* (PROC. R. IRISH ACAD., vol. XXIX, 1911, p. 110.)

(2) MOELLENDORF (VON). *Beiträge zur Fauna Bosnien (Mollusken).* Görlitz, 1873, pp. 59 et 60.

(3) ADAMS, *The variation and Ecological Distribution of the Snails of the Genus* Io. (MEM. NAT. ACAD. SCI. WASHINGTON, vol. XII, 1915, p. 10 [« none of these forms are distinctly isolated from allied forms by the absence of intergradation », pp. 38 et 76, pl. I].)

(4) DAVENPORT, *Evolution without mutation.* (JOURN. EXPER. ZOOL., vol. II, 1905, p. 140.)

B) Si l'on compare entre eux des spécimens *de générations successives,* on trouve, en réalité, que dans la transmission d'une variation, la différence est le plus souvent peu importante d'une génération à la suivante; et c'est là ce qui échappe réquemment à l'observation des paléontologistes.

Des individus de deux formes différentes, de deux dépôts successifs, supposés descendants *directs* les uns des autres et démontrant ainsi une évolution « discontinue », peuvent avoir été séparés par *quantité de générations* au cours d'une évolution prolongée et continue!

L'apparente discontinuité résulte alors de ce qu'il y a — pour employer un langage de physiologiste — un « seuil » artificiel (seuil ou intensité *minimum perceptible*) et que sur trois générations consécutives ou davantage, A, B, C, D, etc., un seuil est imperceptible *entre deux* générations immédiates; de sorte qu'on aurait: A = B, B = C, C = D, etc., mais sans que pour cela A soit le moins du monde égal à C et surtout à D.

Et dans des cas spéciaux où des représentants de ces générations intermédiaires ont pu être exhumés, apparait leur continuité; on en trouve notamment la démonstration dans les observations concordantes de maints paléontologistes :

a) Les *Paludina* de Phuka (1).

b) Les *Planorbis* de Steinheim (2).

---

(1) NEUMAYR, *Ueber den geologischen Bau der Inseln Kos.* (DENKSCHR. K. K. AKAD. WIEN [MATH.-NATURW. KL.], Bd XL, 1880, p. 308 : « Die Existenz eines Profiles wie das von Phuka früher geschilderten, in wechem die auf einander folgenden mutationen und ihre Zwischenglieder *ohne die geringste Unterbrechung* in gleichmässigster Reihenfolge über einander liegen ».)

(2) Voir les divers travaux de HILGENDORF et de HYATT, déjà cités, et de HICKLING (*Variation of* Planorbis multiformis [MEM. AND PROC. MANCHESTER LIT. AND PHIL. SOC., vol. LVII, 1913, p. 20 : « Production of extensive morphological changes by a processus of *purely continuous variation* »]).

c) Le passage progressif entre deux espèces bien marquées de *Cassidaria* : *C. laevigata* miocène et *C. striata* actuel, par un *Cassidaria* pliocène de Costa-Rica (1).

d) La variation graduelle dans le groupe *Cancellaria cancellata*, depuis le type miocène du bassin de Vienne jusqu'à l'espèce actuelle de la Méditerranée (2).

e) Le passage progressif de *Fulgur contrarius* pliocène à *F. perversus* actuel, par augmentation de spinosité (3).

f) La longue série de formes intermédiaires reliant directement *Melanopsis parreyssi* Mühlf. aux individus les plus anciens de la forme fossile de Bischofstadt (1).

g) Le passage de *Pecten eboreus* Cour., du Pliocène, à *P. irradians* de l'horizon suivant (5).

Et quand les séries paléontologiques sont « discontinues », c'est que les anneaux intermédiaires sont momentanément inconnus, par suite d'exploration géologique insuffisante ou impossible.

2° Quant aux variations d'ordre méristique, qui se prêtent naturellement mieux que les variations substantives (ou de forme, de couleur, etc.) à des mesures ou à des calculs du genre simpliste, elles semblent, à première vue, tellement discontinues qu'on les range souvent parmi les variations brusques ou « explosives », ainsi nommées par opposition aux variations

(1) GABB, *Genesis of* Cassidaria striata *Lam.* (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1875, p. 361, pl. XXIV.)

(2) HOERNES, *Die Fossile Mollusken des Tertiärbeckens von Wien*, 1856, etc.

(3) LEIDY, *Remarks on the nature of organic species.* (TRANS. WAGNER FREE INSTIT., 1889, p. 53.)

(4) BRUSINA, *Mitth. Nat. Ver. Steiermark*, 1902, p. 101.

(5) DAVENPORT, *Evolution without mutation.* (JOURN. OF EXPER. ZOOL., vol. II, 1905, p. 142.)

graduelles ou progressives : les choses « qui se comptent » paraissent, en effet, discontinues.

Cependant, de même qu'il n'y a pas de nombres tels qu'entre eux il n'y ait pas d'intermédiaire, pareillement dans une même série évolutive de variations méristiques, il n'y a guère deux formes telles qu'elles ne soient pas reliées par des stades intermédiaires successifs passant de l'un à l'autre.

Car ces variations méristiques ne paraissent d'une nature différente des autres qu'en supposant que, pour les organes ou appareils en nombre déterminé, il ne peut y avoir d'intermédiaire entre un appareil et deux appareils, et ainsi de suite, et qu'il a fallu passer *brusquement* du nombre un au nombre deux ou trois, etc. ; et que conséquemment, là où il y a deux dents, deux vertèbres, deux organes au lieu d'un seul, c'est brusquement que cette évolution a dû se faire.

Or toutes les variations méristiques ne sont pas nécessairement des variations « explosives » ou discontinues. En effet, deux cas peuvent se présenter parmi elles :

A. Ou bien il y a de multiples parties semblables dans un appareil et le nombre de ces parties varie légèrement, en un peu plus ou en un peu moins.

B. Ou bien un organe normalement *unique* d'un côté ou pour tout le corps entier (exemple : œil céphalique, pénis, etc.) est brusquement doublé ou triplé.

A. Dans le premier cas, l'augmentation ou la diminution d'une unité dans le nombre des parties ou des organes multiples n'est pas d'un autre ordre de grandeur que la longueur plus ou moins grande d'un même organe non divisé ; la nature de la variation est progressive, avec intermédiaires, donc incontestablement continue ; et sa continuité est démontrée par la possibilité d'être exprimée au moyen d'une courbe à un seul sommet, même dans les cas où elle montre le plus d'amplitude.

Ainsi un individu de *Physa* est rencontré avec un nombre de digitations palléales beaucoup plus grand (fig. 18) ou beaucoup plus petit (fig. 22) que normalement : on pourrait supposer qu'il y a variation discontinue; et si l'on n'examine que peu d'exemplaires, la courbe de variation construite montrera deux sommets, comme il est arrivé pour *P. gyrina* (p. 73). Par contre, si l'on passe en revue un nombre considérable de spécimens, on obtiendra une courbe à un seul sommet (fig. 17). Au reste, c'est ce que montrent :

α. De multiples exemples de cette continuité dans les variations méristiques de cet ordre, c'est-à-dire dans le nombre :

a) Des circonvolutions intestinales de certains *Chiton* et *Chaetoderma* (p. 154).

b) Des branchies dans chaque espèce de *Chiton* (p. 203).

c) Des « branchies » dans diverses espèces de Doridiens (p. 208).

d) De filaments branchiaux dans diverses espèces de Gastropodes et de Lamellibranches (pp. 205 et 213).

e) De papilles du bord du pied des Scaphopodes et des Protobranches (pp. 133 et 134).

f) Des ventouses sur un bras de Céphalopode (p. 368).

g) De renflements annulaires sur l'appendice caudal de *Firoloides* et de *Pterotrachaea* (p. 123).

h) Des digitations palléales des diverses espèces de *Physa* (p. 71).

i) Des glandes palléales de *Oncidium* (p. 99).

j) Des bouquets de spicules palléaux des *Hemiarthrum* (p. 69).

k) Des denticules sur la dent médiane de la radula chez un grand nombre d'espèces de Gastropodes (*Nassa reticulata, Eolis papillosa*, etc.) et même du nombre des dents dans une même rangée radulaire, transversale ou longitudinale, d'un Gastropode (pp. 166 et 177).

l) Des yeux dorsaux dans un groupe d'yeux chez certaines espèces de *Oncidium* (p. 282).

m) Des yeux dorsaux dans une rangée d'une valve chez de nombreuses espèces de Chitonidae (p. 272).

n) Des otoconies dans les otocystes de chaque espèce de Pulmoné (p. 285).

o) De grosses concrétions dans la cavité coquillière de *Arion empiricorum* et des Janellidae (p. 92).

p) Des côtes sur la coquille de chaque espèce de *Pecten* et de *Cardium* (p. 57).

q) Des perforations dans la coquille des *Haliotis* (p. 50).

r) Des vésicules multifides dans les *Helix* (p. 237) et des glandes péniales de *Vaginula* (p. 232).

3. Mais, en outre, on n'est pas sans connaître d'assez nombreux exemples d'individus adultes ou nouvellement éclos qui offrent des stades intermédiaires entre deux unités successives : ils présentent des organes ou formations supplémentaires mais incomplets (tout comme en dehors des Mollusques on connaît des exemples de demi-segment, de demi-vertèbre, etc.) :

a) Digitation palléale de *Physa fontinalis*, plus ou moins divisée, menant à deux digitations distinctes (p. 88).

b) Division plus ou moins profonde des glandes muqueuses (vésicules multifides) du conduit femelle de diverses espèces de *Helix* (p. 237).

c) Branchie de *Chiton* plus ou moins profondément divisée, jusqu'à former deux ou trois branches distinctes (p. 204); même phénomène dans des Pleurobranches et des Doridiens (pp. 207 et 208).

d) Valve de *Chiton marginatus* incomplètement divisée en deux d'un côté (p. 23).

e) Œil palléal de *Pecten sp.* divisé en deux (p. 283).

f) Un demi-filament supplémentaire dans une branchie de Lamellibranche (sur un côté d'une lame branchiale) (p. 213).

g) Une demi-côte supplémentaire dans la coquille de *Pecten* (p. 59).

h) Une demi-perforation dans la coquille de *Haliotis* (p. 50).

i) Une partie seulement de la troisième rangée de « test-cells » de *Yoldia limatula* (p. 348).

j) Denticule de la dent radulaire de *Nassa reticulata*, divisé en deux, menant à la constitution de deux dents distinctes (p. 167); et l'on a vu à ce sujet les Buccinidae présentant couramment la variation du nombre des denticules. Parlant de ces *Buccinum undatum* à dent centrale avec trois denticules, Bateson dit qu'ils « are abnormal forms and have presumably arisen by discontinuity [1] ». Or quand une dent centrale de la radule montre à une place une dent de plus que dans la région antérieure, on trouve dans les rangées intermédiaires, chez *Nassa reticulata*, toutes les transitions successives entre un denticule indivis et les deux denticules provenant de sa bipartition (p. 167 et fig. 107); et des cas analogues ont été observés dans *Buccinum undatum* : ce qui prouve bien qu'il n'y a pas, dans ce genre de variation, un cas de discontinuité [2].

---

[1] Bateson, *loc. cit.*, p. 263.

[2] Et il en est ainsi dans tant de variations d'appareils méristiques que, pour divers mutationnistes orthodoxes, ces variations méristiques sont « continues ».

B. Même dans le second cas (organe normalement unique, brusquement doublé ou triplé), la variation n'est pas nécessairement brusque et sans intermédiaire; car ici encore il a été observé des stades de passage progressif entre l'unité et son multiple simple :

a) Un œil céphalique incomplètement divisé en deux dans *Purpura lapillus*, *Limnaea palustris* (fig. 282 ci-après), *L. glutinosa*.

b) Un tentacule céphalique de Gastropode, incomplètement divisé en deux, menant ainsi à la constitution de deux tentacules distincts (p. 109), etc.

3° De sorte que, quand une variation paraît brusque, c'est-à-dire quand une discontinuité semble se manifester dans l'évolution, cela peut résulter le plus souvent de l'ignorance des stades intermédiaires et non de leur inexistence.

Il n'y a guère, en effet, d'absence réelle d'intermédiaire entre individu varié et individus normaux que dans quelques cas particuliers :

A. Quand la variation est née à la suite d'une régénération, notamment par hétéromorphose : tentacule supplémentaire (*Patella*, *Purpura*, etc., pp. 459 et 607); tentacules soudés (*Helix*, *Limax*, etc., p. 117); œil supplémentaire (*Succinea*, p. 280); opercule anormal (*Trochus*, *Tanalia*, p. 130).

B. Dans des cas tératologiques ou dans d'autres variations excessives. Car des variations d'ordre tératologique — et même leurs états les plus accentués — ne constituent que les cas extrêmes des variations brusques : ces dernières passant insensiblement aux premières et n'en étant séparées que par des degrés.

C. Dans les cas fort rares où il y a impossibilité matérielle à la constitution d'intermédiaires, par exemple dans l'inver-

sion : l'enroulement mi-partie dextre, mi-partie sénestre (ou inversement) ne se rencontrant que dans des Gastropodes où la coquille adulte et la coquille embryonnaire sont hyperstrophes l'une par rapport à l'autre, sans que rien soit changé au sens de l'enroulement de l'animal : *Odostomia*, *Melampus*, *Solarium*, etc. Et dans ces cas d'inversion, il y a cependant une certaine continuité entre les générations successives, par les races amphidromes, de plus en plus sénestres (exemple : *Partula otaheitana*, pp. 681 et 736).

Mais dans ces cas même où l'intermédiaire est absent, il n'y a cependant pas de discontinuité véritable; car pour les organismes paraissant, à l'éclosion ou à l'état adulte, présenter une variation discontinue, il y a (tout comme pour les individus extrêmes d'une variation continue) continuité dans la vie individuelle à partir de la forme normale plus ou moins reculée jusqu'à la constitution de l'état en apparence discontinu qui caractérise l'individu adulte ou fraîchement éclos; si donc ces variations semblent apparaître brusquement dans l'espèce, elles apparaissent néanmoins d'une façon progressive et continue chez l'individu, tout comme une variation continue proprement dite.

Ces phénomènes d'organogénèse anormale (ontogénique, ou régénérative) ne font d'ailleurs que se conformer, en cela, à la règle générale, car il en est ainsi dans tout processus ontogénique, tant avant qu'après la naissance (et souvent assez longtemps après), comme par exemple :

Quand un œuf fécondé se segmente en deux cellules, ce n'est pas brusquement, mais insensiblement qu'il passe du stade 1 au stade 2; de même, pour tout organe qui se forme par creusement ou par saillie dans une surface unie, c'est progressivement, c'est-à-dire d'une façon continue, qu'il apparaît et se constitue; de même encore, lorsque les cellules indifférenciées d'un œuf en segmentation produisent des cellules spéciales d'un tissu déterminé, ce n'est pas non plus d'une

façon brusque ou discontinue, mais par transformation insensible ou continue ;

C'est progressivement que le pied (les bras) vient entourer la bouche chez les Céphalopodes; que le ganglion brachial se sépare du ganglion pédieux proprement dit (*Sepia*, etc.) ;

C'est progressivement que le ganglion pleural des Lamellibranches se fusionne avec le cérébral (*Lasaea, Dreissensia, Teredo,* Unionidae) ; que les centres cérébraux, primitivement voisins, s'écartent dans divers Lamellibranches, et que les viscéraux, originairement distants, s'y rapprochent ;

C'est progressivement que disparaît la cavité cérébrale des Pulmonés Stylommatophores (*Helix*, etc.) ; que disparaît l'osphradium de ces mêmes Stylommatophores ; que disparaît la glande byssogène des *Cyclas* et des Najades, le velum des larves de Mollusques (*Purpura lapillus*, etc.) ;

C'est progressivement que les otocystes des Mollusques s'enfoncent dans le pied et jusque dans le ganglion pédieux (*Lasaea*, *Montacuta*, etc., parmi les Lamellibranches) ;

C'est progressivement, bien après l'éclosion, que se constitue la nageoire métapodiale de *Carinaria* ;

C'est progressivement que se constitue, après l'éclosion, l'asymétrie des Lamellibranches tels que *Pecten*, etc., le trou dans la valve inférieure de *Anomia* ; que le manteau recouvre la coquille dans divers Gastropodes et Lamellibranches à coquille plus ou moins interne ; que la jeune coquille spiralée de *Patella*, *Fissurella*, etc. devient conique ; que les bords ventraux du manteau et de la coquille se soudent et forment un tube, chez *Dentalium* ; que les Teredinidae prennent leur forme allongée, par le grand développement des siphons ;

C'est progressivement et après l'éclosion que se constitue la « branchie » palléale de *Planorbis corneus* et des autres Pulmonés branchiés ;

C'est progressivement et après l'éclosion que les glandes

génitales s'étendent dans le manteau des Mytilidae (d'avant en arrière) [1] :

C'est tout à fait progressivement et bien après l'éclosion que le pénis se constitue chez *Paludina*, aux dépens du tentacule droit : au moment de l'éclosion et encore pendant bien des semaines après, les jeunes mâles ont les deux tentacules absolument semblables ; et celui de droite ne se transforme que lentement en un pénis court et obtus (observations personnelles) ;

Ce n'est que progressivement qu'apparaissent les multiples yeux des Chitonides [2] :

C'est progressivement que disparaissent : le sinus caudal (podocyste) des embryons d'*Helix* ; les reins larvaires des divers Pulmonés Stylommatophores : *Helix aspersa*, etc. [3] ; la saillie viscérale embryonnaire des Nudibranches, au moins chez *Cenia coksi* [4]. Et même quand il se produit une brusque modification de conditions de vie, les exemples de variation brusque sont encore rares dans l'évolution individuelle ; on ne peut guère citer, au moment où l'animal passe de la vie larvaire (nageuse) à la vie adulte (reptatrice), que l'hétérostylie de la coquille (divers Gastropodes Streptoneures : *Purpura haemastoma*, etc.) et la perte de l'opercule (*Patella*, Pleurobranches, Nudibranches, etc.).

Les phases les plus extrêmes de variation discontinue et les variations continues proprement dites n'apparaissent de même que par une *évolution continue* dans le développement individuel.

---

(1) Pelseneer, *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* (partie anatomique). (Siboga-Exped., part. LIII*a*, 1911, pl. V, fig. 3 et 4, pl. VI, fig. 8 et 9.)

(2) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches)*. (Résult. Voy. S. Y. Belgica, 1903, pl. I, fig. 2 et 4.)

(3) Pelseneer, *Études sur des Gastropodes Pulmonés*. (Mém. Acad. Belg., t. LIV, 1901, p. 60.)

(4) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., 1911, pl. XXII, fig. 18 à 20.)

En effet, pour tous les individus appartenant à ces cas sus-mentionnés, si l'on remonte dans l'évolution ontogénique, il se rencontre une phase jusqu'à laquelle ils ne se distinguent pas de leurs congénères normaux; et ce n'est qu'après cette phase que leur divergence se manifeste; et elle ne va plus dès lors, en s'accentuant, que progressivement aussi, c'est-à-dire d'une façon continue. On peut en trouver de nombreux exemples, tant dans le développement ontogénique que dans le développement régénératif (cas de variation discontinue produits par des hétéromorphoses) :

A. Si fort qu'une variation s'écarte de la normale, l'expérience montre toujours qu'il y a eu dans la vie de l'individu varié, un moment plus ou moins lointain où il ne différait pas des individus normaux de même âge, de son espèce (1).

Il en est ainsi, par exemple, dans les cas suivants :

a) Tous les *Physa fontinalis*, un peu avant l'éclosion, ne possèdent qu'une digitation palléale à droite (fig. 16); certains adultes en montrent cependant onze, alors que la moyenne est huit.

b) Les renflements annulaires de l'appendice caudal sont en nombre variable chez *Firoloides* (p. 123); tous les individus à l'état de jeune larve n'en présentent que deux (1).

c) Un Gastropode adulte ou à l'éclosion possède parfois un œil supplémentaire; ceux chez lesquels on a observé l'appari-

---

(1) Ce moment est, en règle générale, d'autant plus reculé que l'écart est lui-même plus grand. C'est-à-dire que c'est aux variations les plus marquées qu'il a fallu d'ordinaire *le plus de temps* pour se constituer; mais elles se constituent aussi d'une façon progressive ou continue, si même la cause de la variation est violente ou énergique (expériences diverses de tératogénèse).

(1) KROHN, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden.* Leipzig, 1860, p. 31.

tion première de cet appareil ont fait voir qu'il se constituait par division progressive d'un œil normal et qu'avant cette phase l'individu considéré était pourvu de deux yeux normaux comme ses congénères de même âge : *Purpura lapillus* (p. 723), *Limnaea palustris* (fig. 282), *L. glutinosa*.

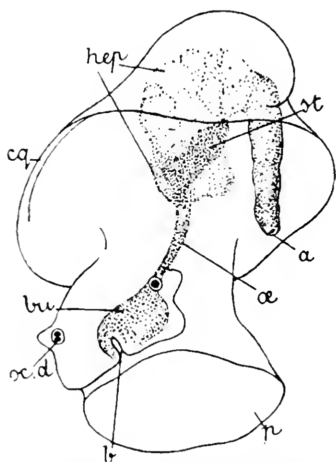


Fig. 282. — *Limnaea palustris*, embryon (non tordu et à spire exogastrique) avec l'œil droit commençant à se diviser en deux ; vue antérieure. *a*, anus; *b*, bouche ; *bu*, bulbe buccal ; *cq*, coquille ; *hep*, foies ; *oc. d*, œil double ; *œ*, œsophage ; *p*, pied ; *st*, estomac. — Original.

d) Le nombre d'yeux ou de rangées d'yeux dorsaux (coquilliers) augmente progressivement dès un certain âge dans les Chitons, notamment chez *Tonicia fastigiata* (p. 273) : tous les individus montrent que les plus jeunes stades oculés comportent toujours une seule paire d'yeux (sur la deuxième valve) (¹).

e) Au moment de l'éclosion, divers *Littorina rudis* peuvent être déformés (déroulés ou à enroulement irrégulier) par l'action d'un Infusoire parasite (*Protophrya ovicola*) dans l'oviducte maternel : mais même dans un oviducte parasité, les très jeunes stades sont tous réguliers et pareils quant à l'enroulement, ce que démontrent, au surplus, les premiers tours des individus déformés (fig. 265) ; de même, les jeunes coquilles de cette sorte de variation, trouvées mortes peu de temps après l'éclosion, présentent la même régularité du sommet (fig. 266) (²).

(¹) Pelseneer, *Mollusques (Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches)*. (Expédition du S. Y. Belgica, 1903, p. 34, pl. I, fig. 4.)

(²) Sykes, *On some Monstrosities of* Littorina rudis *Maton*. (Loc. cit., p. 1 : « The nucleus of the shell is in all case regular ».)

f) Il arrive que d'une ponte de *Limnaea stagnalis*, etc., sorte un monstre constitué par deux individus plus ou moins fusionnés (p. 314); les deux œufs dont provient ce monstre double sont, jusqu'après le stade gastrula, tout à fait pareils aux autres, leur soudure n'ayant lieu qu'après ce stade, et ne se faisant que *progressivement* (fig. 210, 211, 212 et 213).

g) Pour toutes les variations plus ou moins brusques présentées par des embryons, lorsqu'elles ont pu être suivies dès leur origine, il a été constaté qu'elles apparaissent *d'une façon continue* : apparition (et disparition ultérieure) de l'asymétrie de la tête chez un *Planorbis corneus* (p. 358); apparition de la hernie endodermique dans des *Limnaea stagnalis* (p. 345); branchie extérieure de *Purpura lapillus* (p. 346, etc.).

B. Développements régénératifs : *a*) Quand on a amputé à un *Patella vulgata* un œil avec ses éléments nerveux sous-jacents, l'œil n'est pas régénéré et il apparaît à sa place un tentacule (fig. 268, p. 459); mais ce tentacule ne se développe que progressivement, commençant par une saillie imperceptible et finissant par égaler à peu près, en longueur, le tentacule normal du même côté.

b) Toutes les fois qu'un organe enlevé repousse bifide, il commence par se montrer très modérément divisé en un point seulement, et la division peut même s'arrêter à des degrés très divers suivant les individus considérés : il en est ainsi pour la généralité des variations méristiques dues à une régénération et qu'on a pu reproduire expérimentalement; les deux bourgeons n'ont apparu que progressivement pour :

1. Un tentacule repoussé bifide dans *Purpura lapillus* (fig. 277).

2. Un siphon repoussé bifide dans *Nassa mutabilis* (p. 608, fig. 278).

3. Des tentacules pédieux postérieurs repoussés en nombre double dans *Nassa mutabilis* [1].

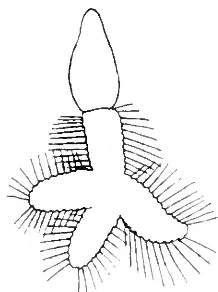


Fig. 283. — *Cercaria setifera*, individu à queue trifurquée, vu dorsalement. — D'après Pelseneer.

4. Lorsqu'une Cercaire acquiert une queue bi- ou trifurquée (fig. 283), ce n'est pas brusquement, mais par division progressive de l'extrémité libre, pendant le développement, etc.

Il n'y a donc pas de variations discontinues, mais seulement des variations *d'apparence discontinue*; car celles-ci sont continues aussi dans leur *mode* de constitution. Et l'évolution continue observée toujours dans l'ontogénèse est une preuve nouvelle de la continuité réelle des variations d'apparence discontinue.

2. — Identité de nature entre les variations d'apparence discontinue et les variations continues.

La différence ne réside que dans la *vitesse* relative de leur constitution : Les variations dites discontinues sont des variations « accélérées » et offrent un cas de développement condensé ou abrégé. C'est-à-dire que les variations se réalisent *plus ou moins vite*; leur différence d'intensité résulte de leur différence de vitesse, et les variations d'apparence discontinue (brusques ou de grande amplitude) ne sont que la forme plus accélérée de la variation continue proprement dite.

Dans une horloge électrique, une aiguille saute brusquement toutes les soixante secondes; cependant les minutes qu'elle marque ne sont pas d'une autre nature que celles qu'a marquées, en marchant insensiblement, pour notre œil — et *d'une façon*

---

(1) Hanko, *Ueber das Regenerationsvermögen und die Regeneration verschiedener Organe von* Nassa mutabilis. (Arch. Entwickl. Mech., Bd XXXVIII, 1914, p. 498.)

continue — l'aiguille d'une autre horloge ordinaire, par un déplacement qui n'est visible qu'après un nombre considérable de secondes; et les secondes ainsi mesurées ne sont pas d'une autre nature que les premières.

Il en est de même pour les variations : Les unes peuvent être apparentes à nos yeux, d'une génération à la suivante : ce sont les variations brusques ou discontinues, appelées aussi « saltations », dénommées encore d'une façon très significative, variations « en marches d'escalier (1) »; les autres demandent, pour être perceptibles à nos sens, un intervalle de plusieurs générations. Mais elles sont néanmoins, les unes et les autres, de la même nature.

Contrairement à l'opinion des mutationnistes, ce n'est qu'*en apparence* que l'évolution est parfois discontinue. Rapide ou lente, visible ou non, toute variation traverse les mêmes phases : elle est continue en dépit d'une apparente discontinuité. Un individu qui descend d'un autre n'en a pas été toujours discontinu; et de même, la différence (variation) d'avec son progéniteur, et de sa génération d'avec la précédente, n'a pas brusquement surgi : elle s'est produite plus ou moins lentement, d'une manière continue et progressive, au cours de l'évolution individuelle des exemplaires qui constituent cette génération nouvelle.

Cela n'en prouve pas moins que les variations « brusques » sont de la même nature que les autres (2). Car il est impossible d'établir entre elles une limite séparatrice précise; ces variations ne diffèrent les unes des autres que d'une façon quantitative et non qualitative.

---

(1) Giard, *Sur un exemplaire chilien de* Pterodela pedicularia *L. à nervation doublement anormale.* (Actes Soc. Sci. Chili, t. V, 1895, p. 21.) — H. Douvillé, *Comment les espèces ont varié.* (Comptes rendus Acad. Sci. Paris, t. CLI, 1910, p. 706.)

(2) En dehors de la généralité des évolutionnistes, qui partagent cette manière de voir, on peut encore trouver des mutationnistes qui l'ont exprimée : « Il ne semble pas qu'il y ait une différence essentielle entre la variation discontinue et celle qui paraît continue ». (Cuénot, *Recherches sur l'hybridation.* [Proc. 7th Internat. Zool. Congr., 1912, p. 110].)

II. — Unité des variations quant à leur hérédité (variation de l'hérédité dans la sinistrorsité prise comme exemple).

Au point de vue de la transmissibilité, il n'y a pas lieu de séparer les variations en deux groupes distincts et opposés : les variations héréditaires et les variations non héréditaires, respectivement synonymes, pour les mutationnistes, de « mutations » et de « fluctuations ».

Des mutationnistes cependant sont déjà obligés de reconnaître eux-mêmes qu'il n'y a rien d'absolu dans cette distinction ; et ils admettent que les fluctuations ne sont pas toujours nécessairement non héréditaires et peuvent être transmises d'une façon incomplète ; et que, d'autre part, les mutations ne sont pas toujours transmises complètement et constamment et qu'il en est d' « infixables » (1).

En réalité, il peut y avoir héritabilité tant du côté des variations d'apparence discontinue que du côté des variations continues. On a vu, en effet, qu'une variation n'est pas nécessairement héréditaire ou non héréditaire, et qu'une même variation se montre tantôt héréditaire, tantôt non héréditaire, non seulement dans des espèces voisines, mais encore au sein de la même espèce (pp. 654 et suiv.).

L'étude de la sinistrorsité montre d'ailleurs le passage progressif et la continuité — c'est-à-dire l'unité des variations — entre la sinistrorsité individuelle non héréditaire et la sinistrorsité en nombre et héréditaire

Il y a à distinguer entre sinistrorsité spécifique et sinistrorsité « individuelle ». Comme exemple de la première, tout le monde connait bien les *Physa*, les *Triforis*, etc. ; et comme

---

(1) Cuénot, *La genèse des espèces animales*. Paris, 1911, p. 128.

exemple de la seconde, les individus exceptionnellement sénestres (variation d'apparence discontinue) de *Helix pomatia*, *H. aspersa*, etc (voir Ire partie, p. 30).

Au point de vue de la transmissibilité, il faut distinguer entre la sinistrorsité héréditaire et la sinistrorsité non héréditaire. Or la sinistrorsité spécifique est normalement héréditaire, tandis que la sinistrorsité « individuelle » n'est pas héréditaire chez *Helix pomatia* (p. 641).

Se basant sur cette seule constatation, les mutationnistes tiennent la première pour une « mutation » et la seconde pour une « fluctuation », commettant ainsi une pétition de principe, d'ailleurs, puisqu'ils disent « mutation » parce qu'il y a hérédité et puisque quand ils parlent de mutation, ils l'affirment héréditaire parce que « mutation ».

Or l'expérience montre, dans tous les cas possibles, l'*unité du phénomène*. En effet :

1° Il y a identité morphologique :

A. Dans les adultes : Un *Helix pomatia* ou un *H. variabilis* individuellement sénestre a les organes (cœur, orifices anal, rénal, génitaux) disposés comme ceux d'un *Clausilia* spécifiquement sénestre.

B. Dans le développement depuis la segmentation : La segmentation est « rétrograde » dans toutes les espèces sénestres; la parfaite constance de cette concordance (entre la sinistrorsité de l'adulte et la segmentation rétrograde de l'œuf) ne permet pas de douter un seul instant que tous les individus accidentellement sénestres dans une espèce dextre proviennent d'un œuf anormalement segmenté suivant le mode rétrograde.

Car l'expérience montre qu'occasionnellement des œufs à segmentation rétrograde peuvent apparaître — en nombre plus ou moins grand — dans une espèce dextre (*Pterotrachaea*

mutica, par exemple, fig. 165, p. 303) et ces œufs ne peuvent être la source que d'individus sénestres (¹).

On peut donc déjà induire, de ce qui précède, que tous les cas d'inversion, qu'ils soient normaux ou accidentels, ne sont pas seulement des variations analogues, mais encore des variations de la même nature morphologique, dès le début.

2° L'unité du phénomène est surtout démontrée par l'existence d'intermédiaires entre la sinistrorsité spécifique et la sinistrorsité individuelle, d'une part, et entre la sinistrorsité héréditaire et la sinistrorsité non héréditaire, d'autre part. Ces intermédiaires sont les *amphidromes*, espèces à enroulement indifféremment dextre ou sénestre, où il existe toujours une sinistrorsité en nombre, inférieure ou supérieure à la dextrorsité suivant les cas.

Or parmi ces amphidromes eux-mêmes, il y a des degrés. Il existe notamment des amphidromes « permanents » (*Partula*, *Campeloma*, etc., voir ci-dessus, p. 656), et des amphidromes temporaires (comme certains *Limnaea* indigènes : *L. peregra*, voir ci-dessus, p. 655).

a) Amphidromes permanents. Il faut y distinguer :

α. Les espèces franchement amphidromes, chez lesquelles, dans toute l'étendue de la distribution géographique, les individus dextres et sénestres sont régulièrement mélangés : c'est le cas de diverses espèces de Pulmonés terrestres comme les *Ariophanta*, les *Orthalicus*, *Clausilia fussiana*, *Buliminus*

(¹) Dans *Unio complanatus*, tous les œufs d'un individu avaient le blastomère A plus gros que D, contrairement à la règle : on peut y voir un exemple d'inversion. (LILLIE, *The Embryology of the Unionidae*. [JOURN. OF MORPH., vol. X, 1895, p. 13].) — Il y a d'autres organismes que des Mollusques où de semblables inversions se rencontrent : dans un *Ascaris*, il arrive qu'un œuf sur 40 ait une segmentation à symétrie renversée. (ZUR STRASSEN, *Embryonalentwicklung der* Ascaris megalocephala [ARCH. F. ENTW. MECH., Bd III, 1896].)

reversalis; des Gastropodes fluviatiles comme les *Limnaea* des îles Hawaï ([1]) et les *Campeloma*; des Gastropodes marins comme *Fulgur carica* et *F. perversum*.

β. Celles qui présentent une localisation de deux races, l'une dextre, l'autre sénestre, en deux régions différentes de l'aire géographique de l'espèce. Il en est ainsi pour :

Pupoides pacificus, constamment dextre au nord-est de l'Australie et dans les îles voisines, mais toujours sénestre dans l'île Cassini ([2]); *Eulota mercatoria*, sénestre dans l'île Koumé-Shima (sud du Japon), dextre ailleurs ([3]); il existe une race exclusivement sénestre de *Bulimus purus* dans les montagnes près d'Urmia (Perse), tandis qu'ailleurs, aux environs d'Urmia, l'espèce est seulement dextre ([4]); de même, *Chondrula quadridens* montre une race sénestre dans le Winschgau seulement, et une race dextre partout ailleurs ([5]).

Les deux cas ci-dessus ne sont d'ailleurs pas absolument tranchés et entre les deux se trouvent :

γ. De véritables intermédiaires, c'est-à-dire des formes qui, dans *une partie* de leur distribution géographique, sont franchement amphidromes, et qui, en d'autres points, ou bien ne montrent qu'un seul sens d'enroulement ou présentent même les deux sens séparés en deux endroits différents :

1. *Pupoides contrarius*, amphidrome au centre de l'Australie, exclusivement sénestre sur la côte ([6]); certains *Clausilia* amphi-

---

([1]) PEASE, *Remarks on the species of Melania and* Limnaea *inhabiting the Hawaiian Islands*. (AMER. JOURN. OF CONCH., vol. VI, 1870, p. 4 : « Sinistral and dextral specimens of the same species are found in company with each other ».)

([2]) SMITH, *Proc. Malacol. Soc.* London, vol. I, 1894, p. 96.)

([3]) ANCEY, *Observations sur les Mollusques Gastéropodes sénestres de l'époque actuelle*. (BULL. SCI. FRANCE ET BELGIQUE, t. XL, 1906, p. 187.)

([4]) NAEGELE, fide HESSE, *Kann sich die abnorme Windungsrichtung bei den Gastropoden vererben?* (ZOOL. ANZ., Bd XLIV, 1914.)

([5]) GREDLER, *Nachr. Bl. Deutsch. Malakozool. Ges.*, Bd XXXIII, 1901, p. 28.

([6]) ANCEY, *loc. cit.*, p. 196.

dromes de Transylvanie offrent une race locale d'un enroulement déterminé : une race dextre de *C. leucostigma* [1], une race dextre de *C. straminicollis* [2].

2. *Buliminus candelaris*, dextres et sénestres « not usually found absolutely altogether [3] »; *Partula otaheitana*, strictement amphidrome dans les portions centrales de son aire géographique, exclusivement sénestre à l'une des extrémités, exclusivement dextre à l'autre [4].

3. Mais ici encore, on peut voir une étape menant à ce dernier stade. C'est le cas de certaines espèces amphidromes ayant des individus *presque tous* d'un seul sens d'enroulement, sans que ce soit un phénomène local :

1. Individus presque tous sénestres : *Limnaea turgidula*, *L. compacta*, *L. ambigua*, et presque tous les *Limnaea* amphidromes de Hawaï [5]; certains *Amphidromus* (dont on a fait le sous-genre *Syndromus*) : *A. contrarius*, *A. adamsi*.

2. Individus presque tous dextres : Les diverses espèces de *Campeloma*; *Partula vexillum*, *P. affinis*.

b) Amphidromes temporaires : Ils montrent le passage entre les formes normalement dextres et les amphidromes permanents :

α. *Limnaea peregra* : A Wiedikon (près de Zurich), dans une

---

(1) FLACH, *Ueber eine rechtsgewundene Rasse der* Clausilia (Papillifera) leucostigma *Rossm.* (*var.* convertita). (MITT. NATURWISS. VER. ASCHAFFENBURG, Bd VI, 1907, p. 75.)

(2) D'un côté d'un ruisseau, strictement amphidrome (avec quatre cinquièmes de sénestres); de l'autre côté, exclusivement dextre (fide BIELZ).

(3) Fide NEVILL.

(4) MAYER, *Some Species of* Partula *of Tahiti. A Study in Variation.* (LOC. CIT., 1902, p. 133.)

(5) PEASE, *Remarks on the species of Melania and* Limnaea *inhabiting the Hawaiian Islands.* (AMER. JOURN. OF CONCH., vol. VI, p. 4 : « The latter (dextral) are rare at all localities ».)

petite mare, 12 individus sénestres rencontrés sur environ 150, d'après Mousson; à Hesleden (comté de Durham), dans une petite mare, plusieurs exemplaires sénestres, d'après Tristram et d'après Trechman; dans une petite mare au nord de Leeds, d'après Nelson ([1]).

β. *Limnaea stagnalis* : D'abord 7 individus sénestres sur 30 (soit 23 %), puis encore 20 spécimens sénestres, dans une petite mare (de moins de 100 mètres carrés) près d'Aerschot (Belgique) ([2]).

On peut donc, ici, citer surtout des Pulmonés aquatiques habitant de petites mares, parce que là tous les exemplaires d'une même ponte ne peuvent pas *se disperser*. Mais, bien que cette dispersion ne soit pas empêchée dans les Pulmonés terrestres, il y a aussi à noter, parmi eux, par exemple : trois *Helix aspersa* sénestres pris à Epsom ([3]), les multiples *H. aspersa* sénestres rencontrés aux environs de La Rochelle ([4]); les très nombreux spécimens de *H. nemoralis* sénestres subfossiles de Bundoran (comté de Donegal, Irlande), etc. ([5]).

3° Enfin l'unité du phénomène est encore démontrée par le fait suivant : Il y a, au point de vue de la sinistrorsité, des intermédiaires entre l'hérédité parfaite et régulière (comme dans *Physa fontinalis*, par exemple) d'une part, et le défaut d'hérédité d'autre part (chez *Helix pomatia* individuellement sénestre).

([1]) Mousson, in Hartmann, *Erd- und Süsswasser-Gasteropoden der Schweitz*. Sint-Gallen, 1844. — Trechman, Limnaea peregra, monst. sinistrorsum, *in Durham*. (The Naturalist, 1906, p. 113.) — Nelson, *Reversed* Limnaea peregra *in Leeds*. (The Naturalist, 1901, p. 210.)

([2]) Collin, *Sur la* Limnaea stagnalis *Linné et sur ses variétés observées en Belgique*. (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. VII, 1873, pp. lxi et lxxxvi.)

([3]) Daniell, *Simultaneous occurrence of five sinistral examples of* Helix aspersa. (Journ. of Conch., vol. I, 1874, p 50.)

([4]) Cailliaud, *Catalogue des Radiaires, Annélides, Cirripèdes et Mollusques marins, terrestres et fluviatiles de la Loire-Inférieure*. Nantes, 1865, p. 220.

([5]) Plus de 2.000 : Collier, *Journ. of Conch.*, vol. XIV, 1913, p. 121.

On sait, en effet, que les expériences de fécondation entre deux individus exceptionnellement sénestres de *H. pomatia* ont toujours donné exclusivement des produits dextres (ci-dessus : p. 641).

Mais à côté de ce cas extrême, il y a toute une série d'intermédiaires :

a) Sinistrorsité avec hérédité régulière occasionnelle : *Helix aspersa*, dont les exemplaires sénestres ont ordinairement donné une progéniture dextre, a aussi pendant plusieurs générations montré une colonie régulièrement sénestre (voir ci dessus : p. 656).

b) Sinistrorsité en nombre avec hérédité partielle (amphidromie temporaire) chez *Limnaea peregra*. Comme on l'a vu plus haut, il est des espèces où l'amphidromie a apparu parfois localement, pour plus ou moins longtemps; c'est le cas pour *L. peregra* notamment (on sait d'ailleurs qu'il y a dans le genre Limnée, bien des espèces exotiques — polynésiennes — normalement amphidromes : *L. oahouensis*, etc.).

1. Près de Leeds, pendant plusieurs années, dans une petite mare, la sinistrorsité de *L. peregra* fut observée en nombre (voir ci-dessus : p. 655) ; mais tous les individus sénestres furent enlevés par les collectionneurs. Toutefois, des exemplaires *dextres* de cette même mare, mis en aquarium, donnèrent des pontes dont sortirent *près de moitié* d'individus sénestres (1).

2. Près de Hesleden (voir ci-dessus : p. 655), la sinistrorsité en multiples exemplaires a été constatée plusieurs fois en une trentaine d'années (au moins vers 1875, en 1895 et en 1903) (2) dans une même petite mare. En aquarium, les individus sénestres

---

(1) Taylor, communication épistolaire.

(2) Trechman, Limnaea peregra, monst. sinistrorsum, *in Durham*. (The Naturalist, 1901, p. 210.)

accouplés ont donné une progéniture où les dextres et les sénestres étaient presque en nombre égal, avec une légère prépondérance des sénestres.

c) Sinistrorsité en nombre, avec hérédité totale et régulière (sinistrorsité locale temporaire). Elle a été remarquée pendant plusieurs générations, chez une autre Limnée non amphidrome normalement, *L. stagnalis*, dans une petite mare près d'Aerschot (voir ci-dessus : p. 647). Durant plusieurs années, on y observa des exemplaires sénestres en abondance; élevés en aquarium, ils pondirent et montrèrent « l'hérédité de la variété [1] ». Celle-ci avait été reconnue aussi dans la nature et s'y serait d'ailleurs perpétuée encore, si là également des collectionneurs avides n'avaient provoqué la disparition de ces spécimens inverses (comme pour les *L. peregra* de Leeds, cités plus haut).

d) Amphidromie normale, avec hérédité partielle : Parmi les Streptoneures, chez les Paludinidae nord-américains unisexués vivipares du genre *Campeloma* (ou *Melantho*), on y observe, constamment (dans les diverses espèces du genre examinées à ce point de vue), que les individus dextres sont mélangés d'un petit nombre d'individus sénestres. Or, dans l'oviducte d'un *Campeloma decisa* (ou *heterostropha*) dextre, il y a d'une façon régulière, de 2 à 2 $^1/_2$ °/$_0$ de jeunes sénestres, chez une femelle dextre de *C. integra*, 2 °/$_0$, de *C. rufa*, 1 à 1 $^1/_2$ °/$_0$ [2]. D'autre part, chez un *Campeloma* femelle *sénestre*, il a été rencontré 25 jeunes dextres et 2 sénestres, soit près de 5 $^1/_2$ °/$_0$, et dans une femelle *sénestre* de *C. decisa*, il a été trouvé jusqu'à 4 jeunes individus sénestres (voir ci-dessus : p. 656).

---

(1) Collin, *Sur la* Limnaea stagnalis *Linné et sur ses variétés observées en Belgique*. (Loc. cit., p. lxxxix.)
(2) Call, *On reversed Melanthones*. (Loc. cit., p. 207.)

e) Amphidromie normale avec hérédité partielle ou totale : Dans une seule et même espèce, l'hérédité partielle et l'hérédité parfaite et régulière peuvent enfin se présenter simultanément, *suivant la localité;* exemple : dans les Pulmonés terrestres amphidromes du genre *Partula* des îles Tahiti.

Lorsqu'ils furent étudiés au point de vue de l'hérédité, ces Gastropodes hermaphrodites et vivipares révélèrent que l'hérédité d'enroulement y est variable suivant l'endroit. En effet, chez une même espèce, *P. otaheitana* :

1. Dans certaines vallées, tous les individus adultes sont dextres et tous donnent *exclusivement* des jeunes dextres; tandis que dans une autre vallée tous les adultes sont sénestres et donnent exclusivement des jeunes sénestres.

2. Mais, d'autre part, dans les vallées *intermédiaires,* il y a simultanément des adultes dextres et des adultes sénestres, et malgré que l'accouplement paraisse impossible entre individus d'enroulement différent, chacun, qu'il soit dextre ou sénestre, donne indistinctement des jeunes dextres ou sénestres ([1]).

On voit donc qu'il n'y a pas de séparation tranchée entre sinistrorsité héréditaire et sinistrorsité non héréditaire, puisque, d'une part, il existe chez des amphidromes normaux, des races sans aucune inversion héréditaire (*Partula otaheitana* ci-dessus, races locales dextre et sénestre); et, d'autre part, il y a des Gastropodes non amphidromes normaux, où s'observe cependant une inversion locale ou temporaire, partielle ou totale : *Limnaea peregra* et *L. stagnalis*. Et le cas de ces *Limnaea* est particulièrement suggestif, puisqu'il concerne aussi des espèces non amphidromes, exactement comme les cas d'inversion observés occasionnellement dans *Helix pomatia*.

([1]) Mayer, *Some species of* Partula *of Tahiti. A Study in Variation.* (Loc. cit., p. 131.) — Crampton, *Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus* Partula. *The species inhabiting Tahiti.* (Carnegie Inst. Washington. Publication n° 228, 1917.)

Or cette inversion chez *Helix* et *Limnaea* est également congénitale : au lieu qu'un seul œuf se segmente inversement chez *Helix*, plusieurs ou beaucoup subissent la segmentation inverse chez les *Limnaea peregra* et *L. stagnalis* cités plus haut. De sorte que si, au lieu d'être pluripares, *Partula, Campeloma, Limnaea, Helix,* étaient tous unipares, les deux cas, inversion individuelle des deux derniers d'une part, et amphidromie des deux premiers d'autre part, se confondraient en un seul et même phénomène.

En réalité, il n'y a pas à distinguer entre sinistrorsité spécifique, supposée « mutation » héréditaire, et sinistrorsité accidentelle, supposée « fluctuation » non héréditaire; ces deux dispositions identiques morphologiquement ne diffèrent pas qualitativement, mais seulement par le degré dans la fréquence et dans l'hérédité.

La preuve s'en trouve dans le fait qu'on peut voir ce phénomène biologique d'inversion sous toute une série de stades en gradation continue, depuis la « monstruosité » individuelle, nullement fixée d'habitude *(Helix pomatia)*, jusqu'aux espèces normalement inverses, avec tous les intermédiaires possibles entre l'absence d'hérédité et l'hérédité obligatoire. En effet :

A. Dans une même ponte, déposée ou éclose, il peut y avoir exceptionnellement chez une forme dextre, un embryon sénestre mêlé aux embryons normaux : c'est le cas des individus sénestres rencontrés occasionnellement en petit nombre chez divers Gastropodes. Et le fait, qui doit nécessairement arriver autant de fois qu'il y a de cas accidentels d'inversion, a été observé réellement plusieurs fois dans des Paludines vivipares : *P. contecta* (¹), *P. vivipara* (ou *fasciata*) (²).

(¹) STANDEN, *Journ. of Conch.*, vol. XII, 1907, p. 68.

(²) DRUMMOND, *Notes on the development of* Paludina vivipara, *etc.* (QUART. JOURN. MICR. SCI., vol. XLVI, 1902, p. 122.) — HASHAGEN, *Ueber eine linksgewundene* Vivipara fasciata. (NACHRICHTSBL. MALAKOZOOL. GESELLSCH., 1907.)

Les individus inverses de cette nature, au moins chez *Helix pomatia* (et le plus souvent chez *H. aspersa*), donnent alors, accouplés entre eux, des pontes à embryons tous dextres.

Il est à noter que cette apparition de l'inversion accidentelle ne se fait pas indifféremment en tout point de l'habitat géographique des espèces considérées. Pour beaucoup d'entre elles, on a remarqué des localités ou des régions où cette sinistrorsité est plus fréquente (pp. 38 et 737).

B. Cette dernière circonstance (multiplicité des individus inverses dans une partie de la distribution géographique) conduit à des cas où l'inversion est tellement fréquente chez une espèce normalement d'un seul sens, qu'elle s'observe pendant plusieurs générations successives et devient ainsi, *au moins temporairement*, héréditaire pour une partie de la descendance, quel que soit le sens de l'enroulement du parent ; exemple : chez les *Limnaea stagnalis* et *L. peregra* cités plus haut, et trouvés dans de petites mares, donc dans des conditions favorables pour empêcher la dispersion des individus inverses, et favorables en même temps à l'isolation de la race ainsi formée.

C. La chose devient indéfiniment normale et régulière, chaque ponte renfermant *toujours* un petit nombre de spécimens sénestres : cas des *Melantho* (ou *Campeloma*) cités plus haut (p. 656), de *Clausilia fussiana*, etc. (p. 734), dans l'utérus desquels il y a d'une façon constante — tant chez les femelles dextres que chez les sénestres — quelques embryons sénestres.

D. Ensuite, il peut se faire que dans ces espèces « amphidromes » (produisant normalement des jeunes dextres et sénestres), il y ait localement des individus exclusivement inverses n'engendrant que des jeunes du même enroulement que les parents : race locale sénestre de *Partula otaheitana*, race dextre de *Clausilia leucostigma*, etc.

E. Ce cas de ponte tout entière inverse a été constaté d'ailleurs dans au moins une forme dextre (*Pterotrachaea mutica*, p. 303), et peut donc produire éventuellement le même résultat dans l'hypothèse d'isolation de cette génération inverse.

L'apparition de la première inversion dans une lignée est un phénomène *isolé*, comme dans la première éventualité ci dessus : *Helix pomatia* ; la cause qui détermine l'inversion de la segmentation n'a pu agir d'une façon continue ou constante, puisque son action, si même elle a été brusque, n'a pas été profonde et n'a atteint qu'un ou que quelques œufs ; et l'expérience montre que cette inversion n'est pas héréditaire. La variation ne peut se fixer, alors même que deux individus inverses sont artificiellement isolés et accouplés ensemble.

Mais dans les deux cas suivants le phénomène apparaît comme fréquent : la cause déterminante a dû agir plus longtemps et d'une façon plus marquée, à preuve qu'il y a assez fréquemment hérédité de l'enroulement inverse et que l'inversion est régulièrement fixée sur une *partie de la descendance*.

Enfin la sinistrorsité devient complètement héréditaire lorsque la variation elle-même est devenue générale en un point déterminé (exemple : inversion en nombre de *Helix aspersa* à La Rochelle, p. 656; de *Limnaea stagnalis* près d'Aerschot, p. 647), et que l'isolation « physiologique » ne permet que l'accouplement de deux parents semblables [1]. Et puisque la variation est devenue générale, c'est évidemment que l'agent

---

[1] Il a été reconnu que deux individus, l'un dextre et l'autre sénestre, ne peuvent s'accoupler (*Helix aspersa* : JACKSON, *Attempt to breed from a sinistral* Helix pomatia, *with notes on the reproduction of the dart* (JOURN. OF CONCH., vol. XI, 1906, p. 341). — *Limnaea stagnalis* : COLLIN, *Sur la* Limnaea stagnalis *Linné et sur ses variétés observées en Belgique* (LOC. CIT., p. 93). — Cette impossibilité est toutefois contestée, l'accouplement entre individus d'enroulement inverse ayant été observé tant dans *Helix pomatia* que dans *Limnaea peregra*. (BÜCHNER, *Nachträge zur Revision der Varietäten von* Helix pomatia *L.* [JAHRESB. VER. VATERL. NATURK. Stuttgart, 56 Jahrg., 1900]. — HUTTON, *Notes on* Limnaea pereger monst. sinistrorsum. [JOURN. OF CONCH., vol. XVI, 1919, p. 58].)

causal a agi pendant un temps suffisant et avec un effet intense, en produisant une modification profonde et complète.

Et la généralisation de la sinistrorsité est amenée aussi par la disparition *progressive*, dans une zone déterminée, des individus à sens d'enroulement originel (dernier cas ci-dessus) : on en voit un exemple naturel dans le cas de *Partula otaheitana* (espèce vivipare) ; on trouve manifestement la variation *orientée :* dans les vallées de Tahiti, où cette espèce est amphidrome, les individus sénestres « *breed truer to their type* », c'est-à-dire donnent un pourcentage sénestre de jeunes, supérieur au pourcentage dextre donné par les individus dextres (1). L'hérédité partielle ou irrégulière est remplacée alors par l'hérédité constante (2).

Ainsi peut s'expliquer, après un nombre approprié de générations, la présence de races sénestres dans les espèces dextres et inversement, auxquelles il a été fait allusion, ainsi que l'existence d'espèces très voisines — l'une dextre, l'autre sénestre — dans certains genres : *Neptunea* (3), *Clausilia*, etc.

De sorte que si, dans ce phénomène, on tient compte du temps, on comprendra facilement les différences dans la fixité de la variation, d'après les différences dans la durée d'action du facteur qui en est cause. Si ce facteur a agi pendant longtemps, son influence a pu devenir générale, et par là, ses effets ont pu se manifester avec une hérédité complète.

---

(1) MAYER, *Some Species of* Partula *of Tahiti. A Study in Variation.* (Loc. cit., p. 125.)

(2) Cette explication de la croissance de l'hérédité pour la sinistrorsité est acceptée par LANG (*Ueber die Mendelschen Gesetze, etc.* [Loc. cit., p. 252]).

(3) *Neptunea antiqua* et *Neptunea contraria* (L.); il ne faut pas confondre cette dernière forme avec l'anomalie individuelle sénestre (« *N. sinistrorsa* » Deshayes) de *N. antiqua,* comme l'ont fait BATESON (*Materials for the study of Variation,* p. 54) et SYKES (*Variation in recent Mollusca* [PROC. MALACOL. SOC. LONDON, vol. VI, p. 268]) : *N. contraria* est une espèce distincte, qui ne vit que sur les côtes océaniques du S.-W. de la France, de la presqu'île ibérique et du N.-W. de l'Afrique (et peut-être de l'Ouest de la Méditerranée); tandis que *N.* « *sinistrorsa* » ne se rencontre, à l'état d'individus isolés, que dans l'aire de dispersion (plus septentrionale) de *N. antiqua*.

En d'autres termes, l'inversion qui semble tellement discontinue, qui est née « accidentellement », se fixe par évolution *progressive* de son hérédité, dès que la cause ordinaire exerce un effet assez étendu pour frapper plusieurs individus de la ponte, au lieu d'un seul. Cette modification par inversion, comme tant d'autres modifications, est, au début, dépourvue de stabilité; mais l'action causale du milieu se poursuivant, la transformation devient de plus en plus régulièrement héritable.

Les divers cas énumérés, de sinistrorsité de plus en plus héréditaire, montrent que, dès qu'une modification est devenue localement fréquente ou « plurale », elle est également devenue héréditaire (son hérédité pouvant être partielle ou générale). L'expérience a montré d'ailleurs (voir plus haut : p. 653) que, d'une façon très générale, les variations fréquentes sont à un haut degré héréditaires.

L'exemple de *Limnaea peregra* fait voir comment une espèce normalement dextre peut, par variation fréquente, devenir un amphidrome local ou temporaire, avec hérédité sénestre pour environ la moitié : ce qui constitue la « race intermédiaire » ou demi-race des théoriciens. Et l'exemple de *Partula otaheitana*, race sénestre, montre, d'autre part, comment une espèce amphidrome peut, par variation fréquente et isolation, devenir sénestre avec hérédité complète [1].

Dans cette variation qu'est la sinistrorsité, la cause de la variation agit toujours sur l'œuf même, avant toute segmentation : dès la première division, apparaît la différence entre l'œuf donnant un individu dextre et celui qui donne un individu sénestre; or l'hérédité de cette variation peut être nulle *(Helix pomatia)*, irrégulière *(Partula)*, faible *(Campeloma)*, moyenne

---

[1] Mayer, *Some Species of* Partula *of Tahiti.* (Loc. cit., p. 124 : « We see, then, that the snails *gradually* change from dextral to sinistral as we pass from Tipaerui to Pirae Valley ».)

(*Limnaea peregra*), totale (***Helix aspersa*** de La Rochelle, ***Limnaea stagnalis*** d'Aerschot).

La sinistrorsité est donc un exemple de variation « brusque » pouvant être transmise, *sans l'être toujours*. De sorte que l'égalité souvent exprimée : variation discontinue (ou « mutation ») = variation héréditaire est donc une hérésie (¹) ; et que l'on ne peut dire : « mutation est exactement synonyme de variation héréditaire (²) ».

On peut, si l'on veut, décorer de deux noms différents (respectivement variation discontinue ou « mutation » ou saltation, et variation continue ou fluctuation) l'inversion de *Helix pomatia* d'une part, et celle de *Limnaea stagnalis* d'autre part, c'est-à-dire deux variations équivalentes; on peut encore, à propos des *Partula* amphidromes, dans certaines espèces desquels la descendance est tantôt de même sens que le parent, tantôt inverse, dire que dans le premier cas la sinistrorsité est « germinale », et dans le second cas, « somatique » (³) ; mais lorsqu'on l'aura fait, on n'aura rien expliqué de leur différence au point de vue de l'hérédité.

Quoi qu'il en soit, il a été déduit plus haut, de l'observation d'autres variations, qu'un caractère déterminé peut être tantôt héréditaire, tantôt non héréditaire, chez la même espèce, non seulement au cours de la même génération, mais dans la même ponte : cela est confirmé pour les variations d'apparence discontinue, par l'étude de la sinistrorsité. Et d'autre part, on connaît aussi des variations continues pouvant être transmises

(¹) Il y a notamment une contradiction manifeste dans la façon de voir de LANG à ce sujet : il repousse la distinction des variations basée sur la discontinuité, pour la remplacer par celle qui est fondée sur l'hérédité (*Ueber die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken* [VERH. SCHW. NATURW. GESELLSCH., 1906, p. 248]); et dans le même travail, six lignes plus haut, il établit que *tout* caractère peut être tantôt héréditaire, tantôt non!

(²) CUÉNOT, *La genèse des espèces animales*, p. 116.

(³) CUÉNOT, in *Année Biologique*, t. XXII, 1919, p. 349.

(p. 652), ainsi que certaines d'entre elles à hérédité inconstante (p. 657). De sorte que variations « brusques » et variations continues se comportent, à cet égard, de la même façon.

Au reste, c'est la conclusion à laquelle arrivent la généralité des auteurs qui ont examiné cette question chez les Mollusques :

a) Pulmonés terrestres en général : « Mais tous les caractères, en fait, sont plus ou moins héréditaires (1). »

b) ***Helix :*** tous les caractères qui se présentent dans un grand nombre d'individus sont héréditaires à un haut degré, et les variations isolées ne sont pas héréditaires; et des plus petits détails dans la variation de la coloration et des bandes, il n'en est pas de si insignifiant, qui ne puisse être héréditaire (2).

c) *Cerion :* il n'y a pas d'opposition de principe entre « variation fluctuante non héréditaire » et mutation héréditaire; et ce qui est vrai pour ***Helix*** (ci-dessus) l'est également pour *Cerion* (3).

III. — Unité des variations quant à l'époque de leur apparition.

Il n'y a pas davantage de différence qualitative entre les variations « congénitales » (antérieures à la naissance) et les variations acquises (postérieures à la naissance) : et ces deux « sortes » de

---

(1) Coutagne, *Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France.* (Loc. cit., 1895, p. 209.)

(2) Lang, *Ueber die Mendelschen Gesetze, etc.* (Loc. cit., p. 247.)

(3) Plate, *Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln.* (Loc. cit., 1907, respectivement pp. 458 et 460.) — Le même auteur constate encore que l'on trouve toutes les transitions entre les variations peu ou pas héréditaires et des mutations entièrement héréditaires, et qu'entre les deux, il n'y a ni séparation morphologique ni séparation physiologique (*VIe Congrès intern. de Zool.* Berne, 1905, p. 205).

variations (p. 394) ne peuvent être opposées les unes aux autres. En effet :

1° Parmi les variations congénitales, il en est :

A. Qui sont héréditaires; alors celles-ci peuvent avoir été *acquises* pendant l'une ou l'autre des générations précédentes, plus ou moins éloignées; exemple : velum et autres appareils larvaires (crochets des glochidiums d'Unionidae, etc., voir Ve partie, pp. 687, 688, etc.).

B. D'autres qui peuvent être acquises par l'individu lui-même dans le temps compris entre la fécondation et l'éclosion; exemples : *Littorina rudis* nés déformés par suite de la présence de parasites dans l'oviducte maternel (p. 581); *Limnaea megasoma* nés petits, allongés et à glande génitale modifiée, par suite du confinement de la mère et des pontes dans un espace réduit, durant deux générations [1]; *Limnaea stagnalis* et autres Gastropodes nés doubles, par suite de la compression mutuelle et de la coalescence de deux gastrulas (p. 333); *Physa ancilla* né sans torsion ni enroulement, par suite de centrifugation (p. 559); *Helix pomatia* nés planorboïdes, par suite de la compression des œufs pendant le développement (p. 559); *Purpura lapillus* embryonnaires à branchie externe, par suite de la quantité exagérée de vitellus nutritif, empêchant le creusement de la cavité palléale (p. 346); larve de *Dentalium entale* pourvue de deux organes apicaux, par suite de mérotomie de l'œuf (p. 603); etc.

Ces dernières variations sont donc *à la fois* des variations acquises et des variations « congénitales »; et comme on ne connaît pas d'autre cause démontrable d'apparition de varia-

(1) Whitfield, *Description of* Limnaea (Bulimnaea) megasoma, *Say, with an account of changes produced in the offspring by unfavorable conditions of life.* (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New-York, vol. I, 1882.)

tions, on peut dire que « tout caractère aujourd'hui congénital a été à une certaine époque, un caractère acquis [1] ».

Il y a en effet continuité progressive entre « germe » ovule, œuf segmenté, embryon, larve, jeune et adulte; et les actions extérieures influencent *l'un et l'autre*, sans commencer brusquement à un moment déterminé; elles n'agissent pas moins avant la segmentation qu'après; et un « accident » de développement peut arriver également à un moment quelconque de l'ontogénie. Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut démontrer aucune variation nouvelle, qu'elle soit prédestinée dans l'œuf, c'est-à-dire simplement due à l'état *originel* de celui-ci, préalablement à l'influence de facteurs extérieurs.

Au contraire, diverses des variations congénitales (notamment les exemples mentionnés ci-dessus : *B*, etc.) ont été reconnues acquises au cours du développement, par l'action des causes *extérieures* à l'œuf, à l'embryon ou à l'organe considéré.

2° D'autre part, la « naissance » n'a pas lieu au même état de développement chez les divers organismes; et si les Vertébrés sortent de l'œuf ou de l'oviducte à un état très avancé, il est par contre beaucoup d'Invertébrés qui éclosent sans que leurs larves soient déjà bien développées; et il peut y avoir des différences très sensibles, à cet égard, entre des formes morphologiquement très voisines. Ainsi, pour ne considérer que les Mollusques, il y a :

A. Des œufs pondus séparés et dont les embryons sont immédiatement libres (*Patella*, certains *Trochus*, *Nucula proxima*, etc.).

B. Des œufs conservés dans une ponte, d'où les embryons éclosent plus ou moins tard :

a) Sous forme de larve déjà avancée (*Nucula delphinodonta*, divers *Trochus*, et la généralité des Gastropodes).

---

[1] Cope, *The primary Factors of organic evolution*, 1896, p. 401.

b) Plus tardivement et sans larve libre, mais sous forme d'organismes assez semblables aux parents (*Purpura lapillus, Littorina obtusata, Odostomia rissoides, Cenia cocksi,* etc.).

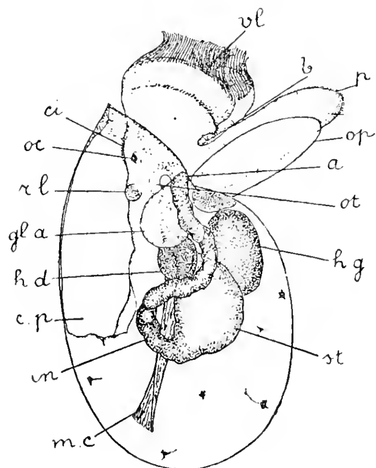


FIG. 284. — *Amphorina olivacea,* veliger sur le point d'éclore, vu du côté droit. *a*, anus; *b*, bouche; *ci*, cils; *c p*, cavité palléale; *gl. a.* glande anale; *h. d*, *h. g*, foies droit et gauche; *in*, intestin; *m. c*, muscle columellaire; *oc*, œil; *op*, opercule; *ot*, otocyste; *p*, pied; *r. l*, rein larvaire; *st*, estomac; *vl*, velum. — D'après Pelseneer (1911).

C. Des œufs conservés dans l'oviducte, les branchies, etc., de la mère, et dont les jeunes sortent grands et âgés, après incubation prolongée (*Paludina, Littorina rudis, Cyclas cornea,* etc.).

Et si même la naissance se produit à des stades correspondants, un organe déterminé peut y être à un état de développement plus avancé dans une espèce que dans une autre (1); et il arrivera, parfois dans des formes très voisines, que la constitution définitive de certains appareils soit antérieure à la naissance chez l'une et postérieure à celle-ci chez une autre. Cela arrive, par exemple, pour l'œil, le tentacule, etc. :

a) Œil : Tous les Éolidiens quittent l'œuf sous forme de

(1) *Paludina vivipara* et *Cyclas cornea,* tous deux vivipares (incubés) et naissant avec l'aspect de l'adulte, ont tous deux des ébauches paires des glandes génitales : mais dans *Cyclas*, les premières cellules génitales apparaissent de très bonne heure et sont fort développées à la naissance; tandis que dans *Paludina,* elles apparaissent tardivement et sont peu avancées à la naissance. (MEISENHEIMER, *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd LXIX, 1901, p. 426.) — Il y a d'ailleurs bien des fois hétérochronie dans l'ontogenèse : l'organe apparait suivant les besoins de l'animal, et l'on voit, par exemple, l'intestin des jeunes Anodontes se constituer seulement après la vie larvaire parasite.

veliger; mais *Amphorina olivacea* naît avec des yeux bien constitués (fig. 284), tandis que dans la généralité des Eolididae (et des Nudibranches), l'œil ne se constitue qu'assez bien après la naissance (1).

b) Tentacule : Les divers *Lamellaria* quittent l'œuf à l'état de veliger; mais *L. perspicua*, à l'éclosion, possède ses deux tentacules bien développés (2) ; il en est de même pour *Lamellaria sp.* recueilli dans le golfe de Gascogne sous forme de larve (fig. 285) (3); par contre, une troisième espèce de Lamellariidae naît avec un seul tentacule, le droit (4) (fig. 286). De même les divers *Nassa* sortent aussi de l'œuf à l'état de veliger; mais à l'éclosion, *N. reticulata* n'a pas encore de tentacule

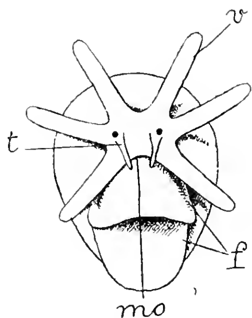


FIG. 285. — *Lamellaria sp.*, jeune larve retirée de sa première coquille larvaire. vue orale. *f*, pied; *mo*, bouche; *t*, tentacule; *v*, lobe du velum. — D'après Pelseneer (1905).

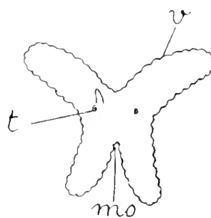


FIG. 286. — Lamellariide, partie antérieure d'une jeune larve. *mo*, bouche; *t*, tentacule droit; *v*, lobe du velum. — D'après Pelseneer (1905).

(1) PELSENEER, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (LOC. CIT., p. 61, pl. XVII, fig. 18 à 20 [*Amphorina olivacea*].)

(2) PELSENEER, *loc. cit.*, p. 26.

(3) PELSENEER, *Biscayan Plancton. Mollusca*. (TRANS. LINN. SOC. LONDON [ZOOL.], 2e série, vol. X, 1906, pl, XI, fig. 24.)

(4) *Ibid.*, pl. X, fig. 19.

gauche, qui ne se développe que plus tard (1) ; tandis que cette particularité n'existe certainement pas dans les autres espèces, puisqu'elle n'y a pas été signalée chez *N. mutabilis* (2), ni chez *N. obsoleta* (3).

Si donc une variation identique apparaît à un stade morphologiquement identique du développement de l'œil, par exemple chez un *Amphorina* et chez un *Eolis papillosa*, ou du tentacule droit dans un *Nassa reticulata* et dans un autre Prosobranche voisin, elle y sera d'un ordre différent : congénitale chez le premier, tandis qu'elle ne l'est pas chez le second; de sorte que la distinction entre variations apparues avant la naissance ou après la naissance n'est nullement appropriée et précise : elle est même vaine et illusoire.

IV. — Unité des variations quant à leur fréquence, leur orientation et leur cause.

1° Pour ce qui concerne la fréquence, il n'y a pas de séparation nettement tranchée entre variation isolée et variation fréquente; entre les deux il existe des transitions ou intermédiaires. Parmi ces transitions, les théoriciens distinguent même ce qu'ils appellent des « races intermédiaires » : ce sont des variations qui ne sont ni isolées, d'une part, ni assez générales pour constituer une race locale, d'autre part.

Les variations qui, presque toujours, n'apparaissent que sur des individus isolés, peuvent, dans certains cas, se montrer en nombre *plus ou moins grand*, jusqu'à devenir presque

---

(1) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 45, pl. XII, fig. 16.)

(2) Bobretzky, *Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden*. (Arch. mikr. Anat., Bd XIII, 1878.)

(3) Dimon, *The Mud Snail :* Nassa obsoleta. (Cold Spring Harbor Monogr., vol. V, 1905.)

générales ; on peut en citer comme exemples, parmi les Gastropodes :

a) La scalariformité chez *Planorbis complanatus* ([1]), certains *Helix* ([2]), *Limnaea peregra* ([3]).

b) L'albinisme de la coquille chez *Planorbis corneus* ([4]), certains *Helix* ([5]), et même l'albinisme de l'animal chez *Acme lineata* ([6]).

c) L'inversion, par exemple chez *Helix nemoralis* ([7]), *Helix aspersa* ([8]), *Limnaea peregra, L. stagnalis* ([9]) et *L. palustris* (p. 642).

d) La même absence de séparation précise entre les variations isolées et les variations fréquentes a été reconnue à propos des Chitons ([10]).

([1]) Piré, *Recherches malacologiques. Notice sur le* Planorbis complanatus *(forme scalaire).* (Ann. Soc. Malacol. Belg., t. VI, 1871 [des milliers].)

([2]) Boettger, *Scalaroïde* Helix *in Masse.* (Nachrbl. Malacoz. Gesellsch., Bd XII, 1880.)

([3]) Chaster, *Species and Variation.* (Journ. of Conch., vol. XII, 1907, p. 29 [trois au même endroit].)

([4]) Baudon, *Journ. de Conch.*, 1858, p. 312 : « Tous, sans exception, montrant l'albinisme le plus prononcé ».

([5]) Brockton Tomlin, fide Taylor, *loc. cit.*, vol. I, p. 91 : des centaines de *Helix rotundata* de la variété albine, à Ilfracombe. — Lang, *Fortgesetzte Vererbungsstudien. I. Albinismus bei Bänderschnecken.* (Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- und Vererbungslehre, Bd V, 1911, p. 97 [colonie de *Helix nemoralis* albins].)

([6]) Chaster, *Species and Variation.* (Journ. of Conch., vol. XII, 1907, p. 29.)

([7]) Welch, fide Collier, *Notes on the section Tachea of* Helix. (Journ. of Conch., vol. XIV, 1913, p. 121 [plus de 2,000 à Bundoran].)

([8]) Daniell, *Simultaneous occurrence of five sinistral examples of* Helix aspersa. (Journ. of Conch., vol. I, 1874.) — Colonie de *Helix* sénestres de La Rochelle : voir cinquième partie, I, 3, p. 656.

([9]) Voir également cinquième partie, I, 3, p. 647.

([10]) « Eine scharfe Grenze ist zwischen Singular- und Pluralvariationen natürlich nicht vorhanden ». (Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen.* Theil C. [Loc. cit., pp. 540 et 541].)

2° Pour ce qui se rapporte à l'orientation, il y a aussi des transitions entre variations déterminées et variations indéterminées, notamment dans le fait que les premières n'existent pas toujours seules, et qu'elles peuvent même n'être pas toujours plus nombreuses que les autres.

Il n'y a pas de différence de principe entre ces variations déterminées, que les paléontologistes désignent sous le nom de « mutations » (¹) et les autres (généralité des variations contemporaines ou dans l'espace). Ces dernières ont pour la plupart les mêmes caractères que les variations dans le temps, rencontrées au même endroit, dans des dépôts géologiques successifs. Cela a été reconnu pour les Mollusques, notamment chez les Pulmonés (²) et chez les Chitons (³); toute variation dans le temps a commencé nécessairement par être variation dans l'espace.

3° Quant à ce qui concerne la cause des variations, il n'est pas davantage possible d'établir une différence de principe entre les variations à ce point de vue : on a reconnu (IVᵉ partie, p. 640) qu'il n'a pas été trouvé expérimentalement d'autre cause de variation que des causes extrinsèques et des réactions ultérieures à celles-ci. Et les modifications lentes ou continues ne sont pas les seules qui soient dues à des facteurs extérieurs : diverses modifications d'apparence discontinue le sont aussi (IVᵉ partie, pp. 604, etc.), c'est-à-dire sont acquises également, tant congénitales que tardives (⁴).

(¹) WAAGEN, NEUMAYR, etc. (voir, par exemple, NEUMAYR, *Die Stämme des Tierreichs*, 1889, p. 60).

(²) P. und F. SARASIN, *Die Landschnecken von Celebes*, 1889, p. 233.

(³) PLATE, *loc. cit.*, teil C, 1897, p. 537.

(⁴) C'est aussi la conclusion de MONTGOMERY (*The Analysis of racial Descent in Animals*. New-York, 1906, p. 146) : « Our conclusion is that variation, progressive or regressive, and also mutation, in fact any inherited modification of the race, is instituted by stimulus of environment, by a change not appearing first within the germ-plasm ».

V. — Résumé.

I. — Il est impossible de tracer une limite entre les variations continues et les variations d'apparence discontinues : ces deux sortes de variations ne diffèrent pas par la nature ou le principe. Pour n'importe quel caractère, les variations peuvent, en effet, être de toute amplitude; et d'autre part, les variations dites continues ne sont discontinues qu'en apparence :

1° Ou bien elles sont faussement discontinues parce que les intermédiaires ont échappé.

2° Ou bien, s'il arrive qu'il s'en manifeste brusquement d'une génération à une autre, alors elles sont « continues » dans le développement ou évolution de chaque individu varié de la nouvelle génération (p. 724). Ces variations ne sont donc que la forme accélérée de la variation continue (p. 730).

II. — Les variations dites « congénitales » sont, probablement toutes, des variations acquises au cours du développement ontogénique (p. 748); conséquemment elles ne sont pas d'une autre nature que les variations acquises après la naissance.

III. — Toutes les variations se rapportent à un seul et même ordre de phénomènes. Il est illusoire de vouloir établir entre elles des différences qualitatives; et l'on n'arrive qu'à une fausse précision en les séparant ainsi, tant au point de vue de l'hérédité (p. 732), à celui de la fréquence, de l'orientation, de leur cause (p. 754), qu'à celui de l'intensité ou du moment de leur apparition : aucune de ces particularités n'est un critérium pour les séparer ou les opposer les unes aux autres d'une façon absolue.

SEPTIÈME PARTIE

Variations les plus importantes dans l'évolution.

I. — Rareté des variations d'apparence discontinue.

1. — Raisons pour lesquelles on a cru à l'importance des variations d'apparence brusque dans l'évolution.

Ce qui a fait croire à l'importance des variations d'apparence discontinue dans l'évolution, et donné naissance à l'hypothèse de l'évolution par variation brusque, c'est d'abord :

1° Que ces variations sont les plus faciles à constater. Ces modifications d'apparence brusque apparaissent à première vue, même à un œil peu exercé, au milieu d'individus normaux parmi lesquels on les rencontre par hasard, sans recherche. Et elles ont été, presque toujours, les seules reconnues jadis.

C'est ce qui fait que les recueils de variations publiés jusqu'ici ont été essentiellement des recueils de variations discontinues. Et c'est ainsi que beaucoup d'esprits très distingués ont été conduits à la conclusion que les changements très visibles et immédiatement mesurables sont les plus fréquents et que les variations discontinues sont les plus importantes ou même les seules importantes dans l'évolution (1).

(1) Si j'en juge d'après mon expérience personnelle, cette opinion, au moins chez certains d'entre eux, pourrait provenir de ce qu'ils ont examiné la question sur trop peu d'espèces, sur trop peu de spécimens, ou pendant trop peu de temps.

Les variations faibles ou continues frappent moins les yeux, au contraire, que les modifications brusques; elles ont été, malgré leur fréquence et leur multiplicité réelle (IIe partie, p. 369), moins remarquées que ces dernières; et l'on n'avait pas cherché à réunir les preuves éventuelles de la continuité dans l'évolution, c'est-à-dire les exemples de variation lente ou continue épars dans la littérature et constatables dans la nature. Or le résultat fondamental obtenu en rassemblant tous les divers exemples connus de variation chez les Mollusques, a été d'abord la constatation que les variations continues sont les plus nombreuses, et que les variations brusques sont rares, non seulement comme sortes de variation, mais surtout au point de vue de la fréquence individuelle pour chaque sorte de variation discontinue.

2° Ensuite, en faveur des variations brusques comme seules actives dans l'évolution, on a trouvé un simple argument d'opportunité dans « le temps fort long » qui eût été nécessaire si l'évolution avait toujours ou exclusivement lieu par variations continues.

A cette objection, il n'y a pas lieu de s'arrêter longuement; car, si les espèces naissaient toujours par variation brusque, depuis tant d'années que l'on recueille des observations suffisamment nombreuses et soignées dans ce domaine, on aurait pu constater l'apparition de formes spécifiques nouvelles en foule : Ce qui est bien loin d'être le cas! Et pour les Gastropodes Pulmonés, par exemple, un partisan de l'évolution par « causes internes » et par « mutations » reconnaît qu'après trente ans, aux îles Tahiti, il a pu naître des races ou variétés, mais *pas une espèce!* (1).

---

(1) Crampton, *The Principles of Geographical Distribution as illustrated by Snails of the Genus* Partula *inhabiting Southeastern Polynesia.* (Verh. VIII Intern. Zool. Kongr. [Graz], 1912, p. 647.)

Au surplus, si en peu de jours, parfois en peu d'heures, une simple cellule (l'œuf) se transforme progressivement *d'une façon continue* en un organisme « supérieur » (ontogénie), on ne peut concevoir aucune impossibilité à ce que, en des millions de siècles, des organismes inférieurs se soient progressivement transformés, au point de donner naissance aux formes les plus « élevées » de leur groupe (phylogénie).

3° Les deux motifs ci-dessus expliquent déjà en partie l'illusion de divers naturalistes évolutionnistes, pour qui l'évolution est nécessairement toujours discontinue et engendrée par des variations brusques. Mais ce qui a également contribué à donner naissance à cette hypothèse, c'est encore la supposition que pour certains organes et appareils en nombre déterminé, il ne peut y avoir d'intermédiaires entre un appareil et deux appareils, et que là où il y en a deux au lieu d'un seul, c'est brusquement que cette évolution a dû se faire.

Or on sait que dans une même génération, on peut trouver des intermédiaires entre un organe normalement simple et le même appareil double (p. 721) : d'autre part, on a vu également que les variations qui paraissent explosives d'une génération à l'autre, sont aussi continues dans l'evolution individuelle : un appareil anormalement double provient généralement d'un seul organe qui s'est progressivement divisé en deux, au cours d'une évolution individuelle continue (pp. 723 et suiv.).

Cette absence de changements brusques dans l'évolution ontogénique (p. 724) est une preuve de l'absence vraisemblablement générale de changements brusques dans l'évolution phylétique, c'est-à-dire dans l'évolution des phylums au cours des temps. Car s'il y avait eu des changements brusques dans la phylogénèse, il y en aurait eu immanquablement dans l'ontogénèse, qui en est si souvent la récapitulation. Et cette ontogénèse nous montre l'absence d'évolution discontinue.

2. — Petit nombre des variations d'apparence discontinue.

1° Si les variations brusques sont plus immédiatement apparentes, leur nombre est cependant beaucoup moindre que celui des variations lentes ou continues; et en outre, chez chaque espèce, la variation brusque n'affecte dans la règle qu'un très petit nombre d'individus (variation isolée) (IIe partie, p. 371).

On a vu aussi (partie II, p. 463) qu'il y a une concordance générale entre variations congénitales et variations brusques; et ces variations brusques ou amples des embryons, si elles ne sont pas nombreuses chez les Mollusques, présentent cependant une diversité notable, si on les compare aux variations brusques ou discontinues rencontrées chez les adultes (p. 401), c'est-à-dire que les modifications d'apparence discontinue sont particulièrement rares chez les individus *en âge de se reproduire*.

La rareté des variations d'apparence discontinue (et la fréquence beaucoup plus grande des variations continues) est caractéristique de tous les Mollusques et probablement des autres groupes zoologiques [1].

Lorsqu'il apparaît des formes supposées spécifiques, nées brusquement dès la première génération, on a reconnu qu'elles sont instables (Limnées de la profondeur du lac Léman : p. 642); et quand des variations sont tellement amples qu'elles semblent pour certains, ne pas avoir de relations *spécifiques* avec la forme typique, cette instabilité s'est aussi manifestée : Variation de

---

[1] A côté de l'absence générale d'*affirmations* au sujet de ces variations brusques, on peut constater aussi la présence de négations : dans le groupe le plus important du règne animal, par le nombre des espèces (Coléoptères : 120.000 espèces environ), « il n'a jamais été fait *aucune* constatation relative aux phénomènes de variation brusque chez les Coléoptères ». (Houlbert. *La loi de la taille et l'évolution des Coléoptères*. [IXe Congrès intern. de Zool. (Monaco), 1914, p. 721].)

Limnaea megasoma (pp. 682, 698 et 700), variation planorboïde de *Helix pomatia* (p. 610).

L'éventuel *Limnaea « shurtleffi »* serait né brusquement depuis 1866 de *L. palustris*, par variation discontinue ([1]) : mais si la documentation est peu précise sur cette apparition, après quarante années, ce que l'on peut affirmer avec certitude, c'est que cette forme est une variation de *L. palustris* à spire très courte, comme on en connaît en Europe ([2]), où nul n'a songé à en constituer une espèce, car c'est une variation « continue ».

Tandis que dans le cas où des formes très variables ont été étudiées d'une façon approfondie dans leurs modifications, on y a reconnu l'absence de variations d'apparence brusque, tant chez les Mollusques actuels que chez les fossiles :

a) Chez *Cerion glans* « nirgends mutative änderungen ([3]) ».

b) Chez « *Planorbis* » *multiformis* de Steinheim : « No one can indicate the point at which a new « form » or « type » or « mutant » appears, the sequence being quite unbroken ([4]). »

c) Chez les *Partula* de Tahiti, exemple classique de variabilité, en trente ans, il a apparu de multiples races, et pas une espèce (ci-dessus, p. 757).

Au contraire, des espèces en voie de formation progressive apparaissent à nos yeux, soit lorsqu'on suit des variations orien-

---

([1]) Baker, *Application of de Vriese's mutation theory to the Mollusca.* (Amer. Natur., vol. XL, 1906, p. 333, fig. 4.)

([2]) Par exemple, la forme représentée sur la planche II, figure 14, par Strebel, *Zur Morphologie der Conchylien.* Verh. Ver. Naturw. Unterhalt. Hamburg, 1875.)

([3]) Plate, *Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahamas.* (Loc. cit., p. 135.)

([4]) Hickling, *Variation of* Planorbis multiformis. (Mem. and Proc. Manchester Lit. and Philos. Soc., vol. LVII, part. III, 1913, p. 20.)

tées, soit lorsqu'on applique à l'étude des variations les méthodes biométriques, par exemple chez *Patella* (1); et d'autre part, certaines espèces qui varient dans plusieurs directions ne donnent pas brusquement naissance à plusieurs espèces par voie discontinue, mais se montrent en voie de dissociation, comme *Sepia officinalis* (2).

D'ailleurs cette rareté chez les adultes des variations d'apparence discontinue ou d'ordre spécifique ne ressort pas seulement de l'observation et des statistiques faites au point de vue de l'amplitude des variations; elle découle encore :

2° De la rareté des « écarts » dans les polygones de variation : où les variations se groupent avec une remarquable régularité autour de la moyenne. Il n'y a guère d'exemple, en effet, en dehors des cas de dimorphisme, de polygones ou courbes à plusieurs sommets (voir pp. 77, 203 et 712).

3° Des objections de paléontologistes. Là où l'évolution pendant une assez longue période est prise sur le vif, on trouve toutes les *transitions* et non des exemples de discontinuité :

a) L'évolution paléontologique se fait par « almost imperceptible gradations (3) ».

b) « La paléontologie ne peut préciser aucun fait bien démontré de saltation (4) ».

---

(1) MALARD, *Les méthodes statistiques appliquées à l'étude des variations des Patelles*. (BULL. MUS. PARIS, t. IX, 1903, p. 274 : « C'est une espèce en voie d'apparition ».)

(2) CUÉNOT, Sepia officinalis *L. est une espèce en voie de dissociation*. (ARCH. ZOOL. EXPÉR., t. LVI, 1917, p. 315.)

(3) SCOTT, *Amer. Journ. of Sci.*, vol. XLII, 1894.

(4) DEPÉRET, *Les transformations du règne animal*. Paris, Flammarion, 1907, p. 284.

c) « The sudden appearance eather of new adaptative characters or of new types, does not rest on a demonstrible foundation, so far as Palæontology is concerned [1] ».

d) Les constatations faites chez *Planorbis multiformis* (ci-dessus, p. 760).

e) Celles qui ont été faites dans toute une série d'autres espèces de Mollusques, déjà rapportées plus haut (p. 717).

4° De l'étude des organes rudimentaires, qui montre qu'un appareil (c'est-à-dire un caractère) qui disparait au cours de l'évolution ne le fait pas brusquement (IVe partie, p. 613).

3. — Causes de la rareté des variations d'apparence discontinue.

1° Elles sont inadaptatives : souvent compatibles avec les conditions particulières et temporaires de la vie embryonnaire ou même larvaire (dans le liquide de l'œuf ou dans le liquide où la larve éclòt), elles sont incompatibles au contraire, pour la plupart d'entre elles, avec les conditions de la vie de l'adulte ; elles disparaissent rapidement pour ce motif, avec les individus qui en sont affectés : l'action du milieu est ainsi un obstacle à la conservation des variations d'apparence discontinue (voir IVe partie, p. 473).

2° Elles sont imperpétuables : non seulement parce qu'elles ne sont pas viables (p. 401), mais surtout parce que beaucoup d'entre elles ne sont nullement héréditaires (p. 646) et que si certaines sont héritables, l'amphimixie les a rapidement fait disparaître, parce qu'elles sont isolées.

---

(1) Osborn, *Evolution as it appears to the Palaeontologist.* (Proc. 7th internat. Zool. Congr. [Boston], 1912, p. 735.)

II. — Conditions nécessaires pour qu'une variation joue un rôle important dans l'évolution.

1. — Fréquence.

La variation doit affecter un grand nombre d'individus ; un seul individu atteint par une variation, ne la transmet qu'à une partie de sa descendance, donc à un très petit nombre d'autres, si elle est héritable. De sorte que même alors, au bout de quelques générations, une variation isolée disparaît, éliminée dans les conditions naturelles par le croisement avec les individus normaux.

Or l'expérience fait voir que les variations d'apparence discontinue sont presque toujours des variations très rares ou *isolées* (p. 371) ne se montrant que sur un individu adulte unique par-ci par-là, isolé non seulement entre ses contemporains, mais isolé aussi parmi les individus des différentes générations de sa race, ne se présentant peut-être qu'une fois sur cent mille ou sur un million.

Ces variations d'apparence discontinue ne sont donc point des caractères de race et n'ont aucune chance de s'établir d'une façon définitive, si même il pouvait y avoir parfois fixation artificiellement en captivité.

2. — Continuité.

Les variations non continues sont en général non fixables, pour de multiples autres raisons encore que leur rareté ci-dessus :

1° Dans de très nombreux cas, elles n'arrivent pas jusqu'à l'état adulte ou de la reproduction :

a) Parce qu'elles sont non viables : si vers l'éclosion il y a une assez grande diversité de variations d'apparence discontinue (p. 399), à l'état adulte, au contraire, ces variations amples sont fort rares ; on constate qu'elles ne survivent pas à l'éclo-

sion ou même qu'elles n'arrivent pas à l'éclosion, le développement s'arrêtant avant la naissance : il en est ainsi pour les variations qui présentent un organe important trop incomplètement constitué, ou pour celles qui altèrent sensiblement la forme extérieure du corps (p. 401). Ces variations congénitales discontinues sont ainsi éliminées et le type normal se trouve seul exclusivement maintenu à la génération suivante.

Les individus à variations brusques congénitales ne peuvent se conserver que si l'expérimentateur arrive à les placer dans des conditions artificielles qui en permettent l'évolution jusqu'à un âge plus avancé. Dans la nature elles sont éliminées parce qu'elles sont incompatibles avec les conditions d'existence de l'âge adulte : c'est-à-dire qu'elles sont non viables parce qu'elles sont non adaptatives (pp. 401 et 609); il y a action prohibitrice du milieu sur ces variations amples congénitales.

Ces variations brusques sont ainsi éliminées automatiquement par le milieu général, dont un facteur isolé ou temporaire, accidentel, en a causé l'apparition : et cette élimination au cours de la vie individuelle, avant l'état adulte, a lieu le plus souvent dès le début; on en a vu bien des exemples plus haut : Gastropodes à coquille droite (*Paludina*, *Littorina*, *Purpura*, *Limnaea*, *Physa*), *Littorina* à coquille irrégulière, *Melantho* sénestre, *Limnaea* à endoderme herniaire, monstres doubles, etc. (pp. 400 à 402). Dans d'autres formes à variabilité constante, il a été reconnu que les caractères des coquilles sont astreints à une sélection si rigoureuse, que, seuls, les individus à coquille très voisine du caractère moyen de la race peuvent devenir adultes et se reproduire : *Clausilia laminata* et *Helix arbustorum*, où chaque génération renferme nombre d'animaux détruits par un processus sélectif qui réduit la variabilité (de l'adulte) sans changer le caractère moyen [1].

---

[1] WELDON. *Study of natural Selection in* Clausilia laminata. (BIOMETRIKA, vol. I, 1901.) — DI CESNOLA, *A first study of natural Selection in* Helix arbustorum. (IBID., vol. V, 1907.)

Seuls, les animaux présentant des variations qui se produisent *progressivement* au cours de l'existence entière, ne se trouvent à aucun moment de celle-ci en désharmonie *profonde* avec le milieu; et dès lors, la sélection ne peut pas exercer sur eux cet effet prohibitif et destructeur qu'elle exerce sur les premiers. C'est ce qui a été exprimé sous cette forme : « It is probable that somatic variations, by reason of their adaptation to changed surrounding, are of very great importance in evolution, of greater importance than genetic variation (1). »

Il ne faut donc pas s'étonner de la « merveilleuse harmonie entre les conditions d'existence des organismes et la structure de ceux-ci »; car ceux qui n'offraient pas cette harmonie à l'éclosion, ou qui n'ont pu la réaliser progressivement après la naissance, ceux-là sont morts!

b) Parce qu'elles sont atténuées, lorsqu'elles sont plus ou moins viables. Beaucoup de variations congénitales d'apparence discontinue, plus ou moins viables mais également inadaptatives, s'atténuant avec l'âge et disparaissent alors plus ou moins complètement, petit à petit (p. 402); exemples : *Limnaea stagnalis* à coquille courte, symétrie de la segmentation dans divers Gastropodes, asymétrie dans l'organisation d'un jeune *Planorbis* (p. 402), jeune *Helix pomatia* planorboïde, etc. Dans tous ces phénomènes, il y a régularisation automatique et, par là, élimination des écarts trop brusques, soit sous l'influence du milieu, soit sous l'influence des parties voisines de la région variée (c'est-à-dire encore par un agent « extérieur » : p. 473).

En somme, il peut y avoir élimination de ces variations congénitales d'apparence discontinue, soit par disparition totale, soit par atténuation progressive. Et l'on doit donc reconnaître que ces variations d'apparence discontinue, tératologiques,

---

(1) Vernon, *Variation in Animals and Plants*, 1903, pp. 389 et 390. (The International Scientific Series, vol. LXXXVIII.)

pathologiques, régénératives, etc., n'arrivent pas souvent à l'état adulte et à la possibilité de la reproduction. La courbe de fréquence aux différents âges est ainsi très différente suivant que l'on considère ces variations discontinues ou bien les continues : le diagramme ci-après en donne une idée (fig. 287).

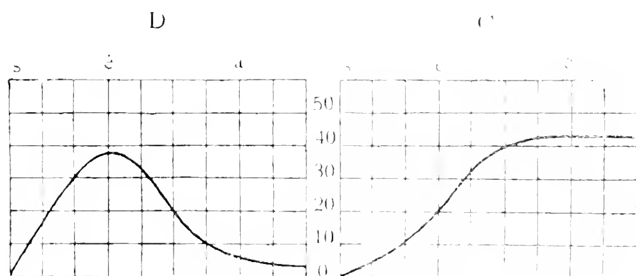


Fig. 287. — Diagramme représentant d'une façon schématique la proportion relative aux divers âges, d'individus affectés respectivement de variations d'apparence discontinue (D), ou de variations continues (C) : *s*, segmentation ; *é*, éclosion ; *a*, état adulte

2° Dans beaucoup de cas, elles sont non héritables (p. 646) : ce qui s'explique bien souvent par le fait qu'elles sont généralement dues à des causes de peu de durée (pp. 605 et suiv.).

3. — Orientation.

L'expérience a montré que les variations orientées se perpétuent en s'accentuant (p. 381) (contrairement à des variations brusques, non orientées, qui vont en s'atténuant : ci-dessus), qu'elles sont en outre fréquentes ou même générales, et qu'elles présentent des espèces en voie de formation, soit au cours des temps, soit actuellement (p. 760).

4. — Adaptation.

Les variations non adaptatives sont très régulièrement éliminées dans la nature : leur non-viabilité (p. 763) en est la preuve et la conséquence.

5. — Absence de réversibilité.

Quand, dans un phénomène d'*évolution proprement dite*, un caractère disparaît, il n'y a pas réversion à la forme antérieure : « irréversibilité de l'évolution », dont tant d'exemples sont connus (p. 474).

Or, quand une variation d'apparence discontinue disparaît, il y a retour exact au type normal ou réversibilité : par exemple dans le cas de *Planorbis corneus* albinos (p. 643). Les variations de ce genre n'appartiennent donc pas au domaine de l'évolution proprement dite ou n'y participent pas.

6. — Acquisition postnatale.

Il arrive qu'une variation est visible au cours du développement embryonnaire, d'autant plus tôt qu'elle est d'ampleur plus considérable (c'est-à-dire d'apparence plus discontinue) : il en est ainsi, notamment, pour les variations tératologiques, etc. Mais ces variations-là ne paraissent pas de l'ordre des variations « spécifiques », c'est-à dire de celles qui, au cours de l'évolution phylogénétique, sont susceptibles de devenir réellement des caractères d'espèce.

Pour les autres variations, au contraire, il est manifeste que l'effet (modification) peut ne se faire sentir que beaucoup *plus tard* que la cause; et dans les animaux pluricellulaires ou au moins la généralité des Métazoaires, il paraît bien être ainsi pour les variations de l'ordre de grandeur des variations « spécifiques ».

Car, pour les espèces ou races fixées voisines, on sait que la différence est plus petite entre les jeunes qu'entre les adultes, et qu'elle peut même être nulle dans les stades précoces de l'évolution individuelle.

Aussi est-ce dans les états jeunes que l'on voit la liaison

formelle entre les variations ou formes distinctes d'une même espèce :

A propos des variations des Strepomatidae, il a été constaté que les formes intermédiaires pour une même localité n'existent pas dans la règle *à l'état adulte* (¹) ;

Pour les *Voluta*, on recourt aux différences dans les formes jeunes pour établir les *bonnes* espèces (²) ;

Crepidula adolphei Lesson et *C. depressa* Lesson diffèrent à l'état adulte, tandis que les jeunes et les demi-adultes des deux formes passent insensiblement de l'un à l'autre, si bien qu'ils ne sont pas à distinguer (³) ;

L'examen des jeunes dans l'utérus prouve que dix-neuf « espèces » différentes ne sont que des formes de variation d'une seule et même espèce : *Partula otaheitana* (⁴).

Et même pour des espèces réellement différentes, c'est progressivement que les caractères spécifiques et variétaux adultes apparaissent d'ordinaire, en effet, assez tardivement (voir p. 397) ; et si l'on peut, par exemple, déterminer les noms spécifiques de certaines larves marines dans le plancton, sans que tout le développement en ait été suivi, c'est généralement quand dans la région il n'y en a qu'une espèce, ou une seule espèce abondante du genre considéré.

Il y a là, dans ces caractères éventuellement différents des embryons et des larves d'espèces très voisines, un point qui n'a guère attiré l'attention des embryologistes proprement dits,

---

(¹) WETHERBY, *Remarks on the Variation in Form of the Family Strepomatidae, with Description of New Species.* (PROC. CINCINNATI SOC. NAT. HIST., vol. I, 1876. p. 5.)

(²) LAHILLE, *Contribucion al Estudio de las Volutas argentinas.* (REV. MUS. PLATA, t. VI : *Voluta paradoxa*, et p. 29 : « Para establecer las species, es necessario dirigirse siempre a las formas jovenes, y nona las formas adultas ».)

(³) PLATE, *Mittheilungen über zoologischen Studien an der Chilenische Küsten.* (SITZ. AKAD. WISS. BERLIN, Bd XL, 1894, p. 1072.)

(⁴) MAYER, *Some species of* Partula. *A study in variation.* (MEM. MUS. COMPAR. ZOOL., vol. XXVI. 1902.)

mais seulement celle de quelques entomologistes (larves de Diptères, de Cynipides, etc.). Et pour les Mollusques, on ne possède encore que fort peu de renseignements à ce propos; mais quand on en a obtenu, on s'aperçoit de l'impossibilité de distinguer les larves de deux espèces voisines; par exemple :

a) *Doris bilamellata* et *D. pilosa* (1).

b) *Eolis papillosa* et *E. coronata* (2).

c) *Pholas candida* et *Pholas crispata* (3).

d) Glochidium des *Unio*, et notamment de *U. littoralis* très semblable à celui de *U. margaritifer*, et de *U. batavus*, très semblable à celui de *U. pictorum* (4).

On peut y trouver la preuve que les caractères distinctifs actuels de deux espèces plus ou moins voisines n'apparaissent *pas de bonne heure*, et — puisqu'ils sont héréditaires homochroniquement — qu'ils n'ont donc pas apparu de bonne heure la première fois; en d'autres termes, ces variations de l'ordre des caractères « spécifiques » (ou susceptibles de le devenir) à leur première apparition, n'étaient pas congénitales, mais bien postérieures à la naissance.

Or ces diverses conditions ou qualités sont précisément celles qui caractérisent les variations continues, et qui manquent au contraire à la généralité des variations d'apparence discontinue (voir notamment p. 403). Rien d'étonnant, par conséquent, à ce que le rôle de ces dernières soit de minime importance dans l'évolution phylogénétique.

Au reste, l'évolution ne peut faire exception parmi les phénomènes biologiques; elle ne peut être que continue, si les

---

(1) Pelseneer, *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. (Loc. cit., p. 55.)

(2) *Ibid.*, p. 57.

(3) *Ibid.*, p. 78.

(4) Schierholtz, *Ueber Entwickelung der Unioniden*. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien [Math.-Naturw. Kl.], Bd LV, pp. 16 et 17.)

autres phénomènes biologiques sont continus. Or la continuité est la règle dans la généralité d'entre eux, comme on peut s'en assurer par les preuves ci-après :

III. — Preuves d'une évolution continue.

1. — Dans la phylogénie.

Les constatations de l'anatomie comparée et de la paléontologie concordent à ce point de vue :

1° Dans l'anatomie comparée, on pourrait parcourir en détail toute la morphologie des Mollusques et y rencontrer pour chaque organe des preuves d'évolution phylogénétique continue (voir déjà p. 367) ; il faut nécessairement se borner à quelques exemples :

a) On ne voit pas disparaître brusquement le muscle adducteur antérieur des Lamellibranches : Il y a toute une série de formes qui marquent le passage de la disposition « dimyaire isomyaire » à la disposition monomyaire, et l'on a même créé le terme « anisomyaire » ou hétéromyaire, pour désigner ces diverses formes intermédiaires.

b) On ne voit pas s'atrophier brusquement les muscles adducteurs des Lamellibranches à coquille interne : Ces appareils subissent une réduction préalable dans les formes à coquille partiellement couverte par le manteau (*Galeomma*, *Scintilla*, etc.).

c) On ne voit pas se réduire brusquement ces mêmes muscles dans les formes abyssales de Lamellibranches : Cette réduction se manifeste déjà dans les formes côtières (infracotidales), comparées à celles qui vivent dans les brisants (exemple : *Mytilus*, p. 553).

d) On ne voit pas se constituer brusquement dans un groupe déterminé (Gastropodes ou Lamellibranches), des formes de Mollusques dégradés par le parasitisme : Au contraire, on trouve dans les deux classes susdites, le passage progressif de la vie épizoïque au commensalisme, puis au parasitisme de plus en plus intérieur, avec dégradation croissante, comme il a déjà été rappelé plus haut (p. 588) ([1]).

e) On ne voit pas disparaître brusquement la seconde branchie des Gastropodes : Ici encore il y a une série de dispositions intermédiaires entre les genres à deux branchies symétriques et ceux qui ne possèdent plus qu'une branchie; on en voit des exemples dans *Pleurotomaria, Haliotis, Scissurella*, etc.

f) On ne voit pas disparaître brusquement le second rein des Gastropodes : Il y a toute une série de formes où l'un des deux reins se réduit progressivement.

g) On ne voit pas brusquement la cloison musculaire des Septibranchiés, tels que *Cuspidaria*, remplacer la cloison formée par les branchies typiques des autres Lamellibranches : Il y a des intermédiaires, tels que *Lyonsiella* et *Poromya*, où l'on voit progressivement les éléments « branchiaux » se réduire et les éléments musculaires prendre la prédominance.

h) L'œil fermé des Gastropodes n'apparaît pas brusquement : L'organe est encore en forme de coupe ouverte (à cristallin nu) dans un grand nombre de genres archaïques de Rhipidoglosses.

i) Les formes « nues » de Gastropodes ne sont pas brusquement séparées des formes testacées : Dans tous les groupes, on

---

([1]) Vaney, *L'adaptation des Gastropodes au parasitisme*. (Bull. Sci. France et Belgique, t. XLVII, 1913.) — Pelseneer, *Phylogénie des Lamellibranches commensaux*. (Bull. Acad. Belg. [Sciences], 1909, p. 1144; et *Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga* [partie anatomique], 1911, p. 50.)

trouve des intermédiaires constitués par des genres à coquille partiellement couverte par le manteau, d'autres à coquille interne, d'autres enfin, parmi ces derniers, où la coquille n'a plus qu'un minuscule nucleus calcifié, continué par une pellicule membraneuse (exemples : *Notarchus*, *Gastropteron*, etc.).

j) Le siphon palléal (antérieur) des Gastropodes Streptoneures et les siphons palléaux (postérieurs) des Lamellibranches n'apparaissent pas brusquement dans l'évolution phylétique de ces deux groupes : Ils sont d'abord courts, dans les formes les moins modifiées, et ne se développent très longs que dans des types très spécialisés; exemple : *Fusus* (Rachiglosse); *Pholas*, *Teredo* (Lamellibranches sans ligament).

2° Ces constatations de l'anatomie comparée trouvent leur confirmation paléontologique chaque fois que la Paléontologie fournit des documents suffisants : On rencontre alors des séries sans discontinuité (p. 717); ainsi :

a) Les monomyaires n'apparaissent pas brusquement : On remarque que les Dimyaires isomyaires *(Nucula)* sont plus anciens que les Dimyaires hétéromyaires (ou anisomyaires) *(Pinna, Pterinea)*, et que ceux-ci sont plus anciens que les Monomyaires *(Ostrea)*; de même dans un sous-groupe spécial, Cardiacea, les *Tridacna* (monomyaires) sont plus récents que les *Lithocardium* (hétéromyaires), et ceux-ci plus récents que les *Cardium* proprement dits (Dimyaires isomyaires).

b) Les *Pholas* et *Teredo* à longs siphons sont plus récents que les formes à siphons courts (*Cardium*, *Astarte*, etc.); et ces dernières sont plus récentes que les « asiphonés » : *Trigonia*.

c) Les Gastropodes monobranchiés apparaissent après les dibranchiés, et sont précédés par des dibranchiés à branchie droite plus petite que la gauche *(Pleurotomaria)*.

2. — Dans l'ontogénie, l'adaptation, la rudimentation, l'hérédité, etc.

Cette continuité de l'évolution se retrouve dans :

1° L'ontogénie, comme on a pu en voir de multiples exemples : pages 724 et suivantes.

2° Dans l'adaptation, comme le montrent les exemples cités plus haut : page 611.

3° Dans la rudimentation : A propos de laquelle des exemples de continuité ont été donnés page 613, exemples qui peuvent s'ajouter à ceux rapportés ci-dessus à propos de la phylogénie (p. 770).

4° Dans l'hérédité : Il n'y a pas de séparation brusque entre l'hérédité parfaite et régulière et l'absence d'hérédité ; en effet :

a) On a vu qu'un caractère déterminé peut être, dans la même espèce, tantôt héréditaire, tantôt non héréditaire (p. 654).

b) Dans les phénomènes d'hybridation, il y a aussi continuité entre hérédité et non hérédité, puisque entre deux espèces très voisines, comme *Helix hortensis* et *H. nemoralis*, il y a des accouplements fertiles et d'autres qui ne le sont pas (p. 668).

c) Dans le cas de variations acquises, et pour un même exemple *(Limnaea)*, on trouve encore des intermédiaires entre l'absence d'hérédité et l'hérédité parfaite (p. 699).

d) Dans le phénomène de sinistrorsité ou d'inversion, on a pu reconnaître aussi des intermédiaires entre l'hérédité parfaite et régulière et le défaut d'hérédité (p. 737).

5° Dans l'atténuation des variations brusques : C'est progressivement et d'une façon continue que cette atténuation s'effectue (pp. 402 et 765).

6° Enfin la continuité apparaît encore dans ce fait qu'il n'y a pas de séparation nette entre les variations « brusques » et les variations lentes (p. 708), entre les variations congénitales et postnatales (p. 747), entre les variations isolées et fréquentes (p. 752), etc.

Pour tous ces motifs divers, les variations d'apparence discontinue ne peuvent jouer qu'un rôle d'importance secondaire ou très restreint dans l'évolution.

IV. — Résumé.

I. — La morphologie animale, par ses trois branches : Anatomie comparée, Embryologie et Paléontologie, a révélé la phylogénie. On a tenté d'expliquer cette phylogénie par l'évolution discontinue, c'est-à-dire par l'hypothèse des variations brusques ou saltations.

Or, l'examen des variations chez les Mollusques montre la généralité des intermédiaires, c'est-à-dire de la continuité, tant dans l'évolution phylogénétique que dans l'évolution individuelle.

D'autre part, les variations d'apparence discontinue sont :

1° Non adaptatives, c'est-à-dire non en rapport avec les conditions régnant dans le milieu (pp. 609 et 762).

2° Peu profondément empreintes (dues presque toujours à une cause extérieure de peu de durée (pp. 604 et 606).

3° Très rarement héritables (p. 646).

4° Très constamment isolées ou rares chez l'adulte, alors que plus fréquentes dans le jeune âge, ce qui est dû à leur caractère inadaptatif (p. 371).

A cause de 1°, elles sont souvent *non viables* (p. 401).

A cause de 2°, elles sont souvent régularisées ou atténuées avec l'âge (p. 402) ; c'est-à-dire qu'à cause de 1° et 2°, elles

n'arrivent pas ordinairement à l'état adulte et sont ainsi souvent non héritables.

A cause de 3° et 4° enfin, elles ne sont pas fixables, ou bien, si elles sont héritables, elles sont le plus souvent non perpétuables, par suite de l'amphimixie qui fait disparaître les propriétés peu répandues dans l'espèce (p. 702). En d'autres termes, le milieu contrarie leur viabilité, et l'amphimixie, d'autre part, empêche leur transmissibilité : les deux ensembles exercent sur elles une sélection énergiquement efficace.

II. — Il est par conséquent impossible d'expliquer l'évolution par les seules variations d'apparence discontinue. Ce sont les variations continues, dues aux facteurs extérieurs, qui jouent le rôle principal dans l'évolution, parce qu'elles peuvent :

1° Grâce à une durée suffisante de l'action d'un facteur externe, être profondément empreintes et héritables (p. 703).

2° Grâce à leur fréquence, se maintenir dans les générations suivantes (p. 763).

III. — L'évolution ne fait pas exception parmi les autres phénomènes biologiques ; elle est caractérisée comme ces derniers par sa continuité : celle-ci s'observe, en effet, dans la phylogénie, l'ontogénie, la rudimentation, l'adaptation, l'hérédité, l'atténuation des variations, etc. (pp. 770 et suiv.).

HUITIÈME PARTIE

Résumé général et conclusions.

I. — Des variations s'observent chez les Mollusques :

1° Dans toutes les espèces examinées.

2° Dans tous les organes.

3° A tous les âges, et notamment avant l'éclosion, dans le développement embryonnaire (p. 289) ; au moment de la « naissance », elles sont même nombreuses (mais sans que, pour beaucoup d'entre elles, elles puissent arriver à l'état adulte).

II. — Il n'y a, en somme, que deux sortes principales de variations :

1° Les variations continues qui, d'ordinaire, sont en même temps fréquentes (p. 373), orientées (p. 385), postnatales (p. 399) et adaptatives (p. 403).

2° Les variations d'apparence discontinue qui, presque toujours, sont en même temps isolées (p. 371), non orientées (p. 394), prénatales (p. 399) et inadaptatives (pp. 609 et 762).

III. — 1° Les organes qui présentent le plus de sortes de variations sont :

a) Les organes extérieurs (p. 407).

b) Les plus récents (p. 412).

c) Ceux qui sont en rudimentation (p. 410).

2° Pour une même espèce, la variabilité peut différer suivant la localité considérée et suivant l'âge de l'individu ; elle est plus grande :

a) Dans les stations où les individus de l'espèce en question ne sont pas encore longuement adaptés ou se trouvent dans la nécessité de s'adapter encore (p. 415).

b) Dans le jeune âge (p. 419).

3° Entre espèces différentes, la variabilité est généralement :

a) En raison directe de l'étendue de la distribution géographique (p. 428) ;

b) En raison inverse du degré de spécialisation atteint (p. 430).

IV. — 1° Il est démontré expérimentalement que l'organisation des Mollusques peut être modifiée par l'influence directe des facteurs du milieu, exerçant une action spécifique (pp. 476 à 590) sur l'adulte et sur l'embryon, et donnant dans chacun de ces cas, soit des variations continues (le plus souvent : p. 610), soit des variations d'apparence discontinue (le plus rarement : p. 604).

2° L'action modificatrice du milieu est d'autant plus profonde qu'elle est plus prolongée : la variation dans le fonctionnement retentit avec le temps sur l'organe, et devient variation morphologique.

3° On ne connaît pas chez les Mollusques d'autre cause de variation, expérimentalement démontrable. On peut par conséquent conclure que probablement toutes les variations sont dues à l'action de causes extérieures, que toutes sont donc acquises. Le déterminisme de la variation est purement mécanique; et l'intervention des influences de milieu est suffisante pour expliquer l'apparition de toutes les nouvelles propriétés.

Il n'y a qu'une seule condition essentielle à la variabilité, tant pour les organes et les individus que pour tous les groupes zoologiques : c'est la diversité du milieu et la propriété de l'organe ou des organismes de pouvoir s'adapter à cette diversité, c'est-à-dire de n'être pas trop spécialisé.

4° Il n'y a pas chez les Mollusques d'exemple de préadaptation (p. 638).

V. 1° L'hérédité est le moins marquée dans les variations d'apparence discontinue (p. 646). Au contraire, les variations continues, même insignifiantes, sont souvent héritables (pp. 652 et 653).

2° Mais l'hérédité est assez fréquemment inconstante : une même variation pouvant être tantôt héritable, tantôt non (p. 654), sans qu'il y ait discontinuité entre l'hérédité complète et l'absence d'hérédité (pp. 746 et suiv.). L'hérédité devient plus régulière grâce à la durée : les variations les plus héréditaires sont celles qui sont dues à une action plus prolongée de leur cause originelle (p. 678).

3° Les variations continues, lorsqu'elles sont héritables, sont seules perpétuables, grâce à leur fréquence (pp. 653 et 701).

4° L'expérience montre qu'il y a des variations acquises héréditaires (p. 687). Les causes extérieures peuvent influencer les éléments reproducteurs (germinaux) comme les autres éléments du corps ou somatiques (p. 682).

VI. — L'amplitude, pas plus que l'hérédité, la fréquence, l'orientation, la cause, etc., n'est un critérium pour diviser les variations. Tout caractère peut varier plus ou moins lentement; et il ne peut être établi de limite entre les variations brusques et les variations continues : Il n'existe pas entre elles de différence qualitative ou de principe; toutes ces variations continues

ou discontinues sont de la même nature; les dernières ne sont que la forme accélérée des premières ; elles ne sont discontinues qu'en apparence. Toutes les variations sont en fait continues, acquises et d'origine ectogène.

VII. — Les variations d'apparence discontinue sont plutôt exceptionnelles; elles sont d'ailleurs isolées ou rares quant au nombre des individus qu'elles affectent. Et bien qu'étant fréquemment congénitales, elles sont très souvent éliminées :

1° Avant l'état adulte :

a) Par non-viabilité (pp. 401 et 762), ou

b) Par sélection (le milieu étant éliminateur des variations brusques ou amples) (p. 473).

2° A l'état adulte reproducteur :

a) Par non-héritabilité (p. 646).

b) Si elles sont héritables, par amphimixie, à cause de leur isolation.

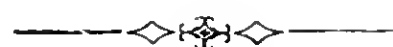
Il en résulte donc qu'elles sont peu fixables, et qu'elles ne jouent conséquemment qu'un rôle assez minime dans l'évolution.

Au contraire, les variations continues, acquises par l'action de facteurs extérieurs durables, peuvent être héritables, et lorsqu'elles sont fréquentes (cas général), transformer les caractères d'une espèce en donnant naissance à des formes nouvelles. La continuité caractérise l'évolution comme tous les phénomènes biologiques.

VIII. — Les conclusions ci-dessus sont tirées de l'étude exclusive des Mollusques, bien que des exemples confirmatifs pris dans d'autres groupes, aient pu être cités en cours de route. Il est d'ailleurs douteux que ce qui est vrai pour les Mollusques, ne le soit pas pour d'autres organismes encore.

Au surplus, de l'étude des variations chez les Mollusques, ressort nettement la conclusion générale suivante :

Tout se passe comme si, dans ce groupe, l'évolution avait lieu essentiellement par variations continues et orientées, dues au milieu, avec hérédité de ces variations acquises lorsque la cause qui les a produites a agi assez longtemps, et avec fixation effective ou perpétuation, lorsque ces variations sont fréquentes en même temps qu'héritables. C'est-à-dire que les divers caractères spécifiques actuels résultent, suivant toute vraisemblance, de l'action du monde extérieur sur les générations précédentes (qui les ont fixés par hérédité) et de leur conservation par les conditions présentes.



ADDENDA ET CORRIGENDA

Page 24, après la ligne 7 : la forme et la hauteur des valves varie suivant les individus, par exemple dans *Lophyrus articulatus* (CARPENTER, *Report on the present state of our knowledge with regard to the Mollusca of the West Coast of North America* [REP. XXVIth MEET. BRIT. ASSOC. ADV. SCI., 1857, pl. VIII, fig. 4]).

Page 29, ligne 2, au lieu de : hypertrophie, lire : « hyperstrophie ».

Page 35, ligne 7, ajouter *Ampullaria ampullacea* L. : WALKER, *A sinistral* Ampullaria (NAUTILUS, vol, XXXI, 1917, p. 35).

Page 37, note 1 : NAEGELE ne donne pas 26.000 (comme le dit par erreur Ancey), mais 20.000 (*Nachrbl. Malakoz. Gesellsch.,* 36 Jahrg., p. 26) sans référence d'ailleurs, et pour le « Bassin du Rhône » : c'est donc très certainement la statistique de de Mortillet, inexactement rapportée.

Page 41, ligne 4 : chez *Pterocera lambis,* une digitation supplémentaire, entre les deuxième et troisième, a été observée par WILLEY, *On a rare variation in Shell of* Pterocera lambis (PROC. LINN. SOC. N. SOUTH WALES, vol. XXXI, 1896).

Page 42, note 2 : le poids de la coquille de *Helix pomatia* est également très variable : YUNG, *Les variations de la coquille d'*Helix pomatia (ARCH. SCI. PHYS. ET NAT., t. XLIV, 1917, pp. 74 et 57). — Voir aussi : BÜCHNER, *Die Grössenextreme bei unseren einheimischen Land- und Süsswassermollusken* (NACHRBL. MALAKOZ. GESELLSCH., XLIX Jahrg., 1917, p. 167). La même variation de poids (ou d'épaisseur) s'observe aussi dans l'épiphragme calcaire des *Helix,* par exemple chez *H. aspersa :* ALLMAN, *Note on the formation of the epiphragma of* Helix aspersa (JOURN. LINN. SOC. LONDON [ZOOL.], vol. XXV, 1896); d'autres variations individuelles de l'épiphragme se rencontrent encore, notamment l'épiphragme couvert de substance coquillière, alors que normalement il se détache de la coquille : J. PFEFFER, *Ueber eine Abnormität des Gehäuses der* Pomatia pomatia L. (NACHRBL. MALAKOZ. GESELLSCH., XLIV Jahrg., 1912, p. 180).

Page 49, ligne 20 : dans un *Fissurella virescens,* au lieu d'une perforation au sommet, il s'en trouvait deux : CARPENTER, *loc. cit.,* pl. VIII, fig. 5; dans *Glyphis inaequalis,* la forme de l'ouverture au sommet est très variable : *ibid.,* pl. VII, fig. 4, *i* à *n*.

Page 51, ligne 5 : la variation de l'indice est très marquée dans *Arca grandis :* CARPENTER, *loc. cit.,* pl. VI, fig. 1 et 2; de même varie, chez cette espèce, la longueur relative des côtés antérieur et postérieur de la coquille : *ibid.,* pl. VI, fig. 1.

Page 53, ligne 3 : un *Mytilus sp.,* inéquivalve, a été signalé par BRODERIP (*On the genus Chama* [TRANS. ZOOL. SOC. LONDON, vol. I, 1835, p. 301]).

Page 55, note 6 : le genre *Astarte* présente plus fréquemment que d'autres, des exemples d'inversion. Ainsi on cite encore : des *A. basteroti* à valves inverses (COLBEAU, *Valves de l'*Astarte Basteroti *inverses* [ANN. SOC. MALACOL. BELG., t. III, p. LX]), un *A. sulcata,* à valve droite montrant la dentition de la valve gauche (KIMAKOVICS, *Dr Med. Arth. v. Sachsenheim's Molluskenausbeute im Nördlichen Eismeer an der West- und Nordküste Spitzbergens* (VERHANDL. SIEBENBURG. VER. NATURW., Bd XLI, Hermannstadt, 1897, p. 80), des *A. triangularis :* près d'un tiers d'individus inverses (DALL, *Tertiary Fauna of Florida,* 1903, p. 1482).

Page 55, note 8 : un *Tellina semitorta* inverse a été rencontré par LYNGE, *Marine Lamellibranchiata* (MÉM. ACAD. R. COPENHAGUE, série 7, [Sciences], t. V., 1909, p. 199); l'exemple de *Tellina plicata,* à extrémité postérieure courbée à gauche, cité par FISCHER, ne serait pas un vrai cas d'inversion, car il aurait une charnière normale (LAMY, *Coquilles sénestres chez les Lamellibranches* [BULL. MUS. HIST. NAT. PARIS, 1917]). Des *Pisidium scholtzi* et *P. steinbruchi* à charnière inverse ont été observés par ODHNER, *Studies on the morphology, the taxonomy and the relations of recent Chamidae* (K. SVENSK. VETENSK. AKAD. HANDL., Bd LIX, n° 3, 1919, p. 7)).

Page 55, note 8 : les exemplaires dextres et sénestres de *Chama* « *pulchella* » seraient des espèces différentes, appartenant même à des genres différents, d'après ODHNER *loc. cit.,* 1919, p. 22).

Page 109, après la note 8 : un *Littorina littorea* avait aussi les *deux* tentacules branchus (JOHNSTON, fide JEFFREYS, *British Conchology,* vol. III, p. 373).

Page 111, ligne 7 : deux autres spécimens de *L. littorea* possédaient un tentacule branchu : l'un à droite, divisé jusqu'à la base, l'autre à gauche, bifurqué seulement à l'extrémité (P. P. [observations personnelles]).

Page 112, ligne 7 : deux autres individus de cette espèce avaient le tentacule droit bifide : le premier à l'extrémité, le second jusqu'à la base, comme celui représenté figure 73, et aussi avec un œil à la base de chaque branche. (P. P.)

Page 117, note 4 : ajouter CROZIER, *Fusion of « rhinophores » in Chromodoris* (AMER. NATUR., vol. LI, 1917, p. 756).

Page 122, ligne 12 : outre les variations mentionnées au sujet des tentacules pédieux postérieurs chez *Nassa reticulata,* il a encore été recueilli un spécimen offrant deux paires de ces appareils : la plus antérieure avec un assez grand intervalle entre les deux organes, la postérieure avec un très petit intervalle entre eux (P. P.).

Page 129, après la dernière ligne : un *Trochus lineatus* avait quatre tentacules épipodiaux au lieu de trois (CLARK, fide JEFFREYS, *British Conchology,* vol. III, p. 348 ; de même, un *T. occidentalis* (JEFFREYS, *loc. cit.,* p. 333).

Page 132, ligne 11 : un double opercule a encore été observé chez un *Littorina littorea* (RICH, fide JEFFREYS, *British Conchology,* vol. III, p. 374).

Page 132, note 9, ajouter : COOKE, *A Colony of* Nucella (olim Purpura) lapillus *(Linn.) with operculum malformed or absent* (PROC MALACOL. SOC. LONDON, vol. XII, 1917, p. 231).

Page 142, dernière ligne : au lieu d'avoir le siphon palléal et les tentacules, etc. (parties faisant le plus fort, saillie hors de la coquille), d'un orangé intense, un exemplaire de *Cypraea europaea* présentait ces organes d'une couleur rosée jaunâtre, très claire (P. P.).

Page 151, après la ligne 16 : 4, un jeune *Lacuna pallidula* à coquille albine, possédait des yeux à pigment noir (P. P.).

Page 154, ligne 15, au lieu de : *Acanthopleura,* lire *Acanthochiton.*

Page 168, ligne 4 : à côté de cette variation continue, une variation brusque a été rencontrée une fois : la dent centrale de toutes les rangées de la radula montrait, dans un *Nassa reticulata,* 36 denticules, plus ou moins réguliers, les dents latérales étant normales (P. P.).

Page 212, ligne 18 : le nombre des inspirations varie également dans les Pulmonés stylommatophores; par exemple chez *Polygyra albolabris,* où il y en a de 16 à 18 en moyenne, mais fréquemment un nombre différent : SIMPSON, *Anatomy and Physiology of* Polygyra albolabris *and* Limax maximus *and Embryology of* Limax maximus (BULL. NEW YORK STATE MUS., n° 40, vol. VIII, 1901, p. 282).

Page 217, ligne 15 : il y a de 11 à 13 paires de feuillets branchiaux dans *Eledone cirrosa* : ISGROVE, Eledone (PROC. AND TRANS. LIVERPOOL BIOL. SOC., vol. XXIII, 1909, p. 526).

Page 221, ligne 13 : *Eledone cirrosa* présente 5 ou 6 rangées d'appendices glandulaires des veines caves latérales dans le rein : ISGROVE, *loc. cit.*, p. 520.

Page 222, ligne 11 : ajouter BOULANGÉ, *Observations sur une anomalie de l'appareil génital chez un* Helix pomatia (FEUILLE JEUN. NATUR., vol. XLIV, 1914, p. 65).

Page 224, ligne 12 : supprimer *Lottia (Scurria) gigantea.*

Page 234, ligne 17 : dans chaque espèce de *Littorina,* les nombre des saillies glandulaires du bord extérieur du pénis présente des variations individuelles continues, notamment chez *L. rudis* (de 6 à 17), chez *L. obtusata* (de 7 à 13), etc. (P. P.).

Page 240, ajouter à la dernière ligne : les jeunes *Xylotrya gouldi* sont souvent hermaphrodites : SIGERFOOS, *Natural History, Organization, and late Development of the Teredinidae, or Ship-Worms* (BULL. BUR. FISH. WASHINGTON, vol. XXVII, 1908, p. 224).

Page 246, après la ligne 18, ajouter : chaque ganglion cérébral peut donner un ou deux nerfs antérieurs (au tentacule et aux lèvres) chez *Crepidula adunca* : HEATH, *The nervous system of* Crepidula adunca *and its development* (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, vol. LXVIII, 1917, p. 480).

Page 247, après la ligne 9 : dans *Chioraea dalli,* le nerf cérébral du mufle naît parfois indépendamment, parfois par une racine commune avec le nerf cérébral céphalique antérieur : HEATH, *The Anatomy of an Eolid,* Chioraea dalli (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, vol. LXIX, 1917, p. 143).

Page 250, après la ligne 7 : dans *Chioraea dalli,* il y a usuellement quatre paires de nerfs pleuraux; mais il y a des cas où certains de ces nerfs sont fusionnés (*Ibid.,* p. 144).

Page 253, après la ligne 14 : dans *Polygyra albolabris,* outre le grand nerf postérieur, il y a un nombre variable d'autres nerfs pédieux : SIMPSON, *loc. cit.*, p. 272.

Page 276, ligne 12 : un *Littorina rudis,* sur le tentacule gauche, possédait deux yeux voisins (P. P.).

Page 277, ligne 12 : huit autres individus (mâles ou femelles) ont été observés chez *Purpura lapillus,* avec un troisième œil, à droite ou à gauche; un seul spécimen en portait trois, très voisins l'un de l'autre, sur le tentacule gauche (P. P.).

Page 293, ligne 14 : *Eolis coronata,* dans une ponte exceptionnelle, a montré un certain nombre de coques avec 2, 3 ou 4 œufs (P. P.).

Page 297, ligne 10 : le nombre d'œufs dans une même coque de ponte de *Janus cristatus* (dans la Manche) dépasse souvent 100 et atteint même parfois 230 (P. P.).

Page 302, ligne 12 : dans une même coque de ponte de *Janus cristatus,* on rencontre des embryons trois ou quatre fois plus volumineux que d'autres (P. P.).

Page 304, ligne 4 : dans *Haminea solitaria,* les globules polaires sont parfois très grands et contiennent même des granules vitellins : SMALLWOOD, *Natural History of* Haminea solitaria (AMER. NATUR., vol. XXXVIII, 1904, p. 219).

Page 307, ligne 4 : dans *Haminea solitaria,* 30 % des œufs montrent l'asymétrie des deux premiers blastomères : SMALLWOOD, *loc. cit.*, p. 210.

Page 313, ligne 10 : des embryons multiples de divers autres Nudibranches ont encore été observés pendant l'impression du présent ouvrage (1920) : *Cenia cocksi, Hermaea bifida, Eolis coronata* et *Janus cristatus;* mais ils n'ont évolué jusqu'à l'éclosion que chez les trois derniers.

Les embryons doubles de *Eolis coronata* étaient plus ou moins soudés : 1° à masses viscérales et coquilles distinctes, la soudure ayant lieu par la masse céphalo-pédieuse; 2° à masses viscérales et coquilles partiellement unies; 3° à masse viscérale et coquille uniques, les deux masses cephalo-pédieuses restant distinctes.

Chez *Janus cristatus,* les embryons doubles étaient fréquents, à soudure usuellement peu profonde et presque toujours effectuée par le bord du manteau; outre des embryons doubles, il a été rencontré, dans cette espèce, des soudures de 3, 4, 5 et même 6 gastrulas (P. P.).

Page 354, ligne 19 : un embryon non tordu, à anus postérieur, s'est trouvé dans une ponte de *Janus cristatus* (P. P.).

Page 357, ligne 8 : dans l'otocyste droit d'un embryon de *Eolis coronata,* il y avait 3 otolithes au lieu d'un seul (P. P.).

Page 392, après la ligne 9 : orientation vers une forme de plus en plus allongée et étroite (tant pour la coquille entière que pour l'ouverture) chez *Limnaea shanensis,* fossile, subfossile et actuel, dans la même région du lac Inlé (Chan du Sud, Birmanie) (ANNANDALE, *Aquatic Molluscs of the Inle Lake and connecting waters* [REC. IND. MUS., vol. XIV, 1918, p. 107, pl. X, fig. 5, 6 et 7]).

Page 556, note 4 : avant DALL : COLTON, *On some varieties of Thais lapillus in the Mount Desert region, a study of individual Ecology* (PROC. NAT. SCI. PHILADELPHIA, vol. LXVIII, 1917, p. 452). De même *P. lamellosa* est représenté dans les eaux tranquilles, par sa forme très lamelleuse : DALL, etc.

Page 557, après la ligne 23 : D'autres Lamellibranches encore sont représentés dans les fonds de boue molle, par leur forme fragile et incolore (ANNANDALE, *Rec. Ind. Mus.*, vol. XIX, 1918, p. 174), par exemple *Corbicula tenuistriata* (ANNANDALE, *Mem. Asiat. Soc. Bengale,* vol. VI, part. I, 1916, p. 67).

TABLES

—

Pour faciliter l'utilisation du présent travail et y rendre les recherches plus rapides, il a été confectionné trois tables alphabétiques :

1° Par noms d'auteurs, dont les observations ou les opinions relatives à la variation sont rapportées ;

2° Par noms de genres, où des cas de variation sont cités ;

3° Par noms de sujets (organes, particularités, etc.) relatifs à la variation chez les Mollusques.

Index des noms d'auteurs.

B

C

E

F

G

I

J

K

L

M

N

O

P

Q

R

S

T

U

V

W

Y

Z

Index des genres et autres subdivisions.

B

C

D

E

F

G

H

I

J

K

L

M

N

O

P

R

S

T

Index des sujets

B

C

D

E

H

I

J

K

L

M

N

O

P

Q

R

S

T

W

X

Y

Z

TABLE DES MATIÈRES

DEUXIÈME PARTIE.

TROISIÈME PARTIE.

QUATRIÈME PARTIE.

CINQUIÈME PARTIE.

SIXIÈME PARTIE.

SEPTIÈME PARTIE.

HUITIÈME PARTIE.

Mémoires, t. I-LIV (1820-1904); in-4°.

Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, t. I-LXII (1817-1904) in-4°.

Mémoires couronnés, t. I-LXVI (1840-1904); in-8°.

Tables des Mémoires, nouvelle édition, 1772-1897; in-8°. — **Supplément**, 1898-1914.

Mémoires (**n. sér.**) **in-4°** de la Classe des sciences, t. I à IV (5e fasc.).

Mémoires (**n. sér.**) **in-8°** de la Classe des sciences, t. I à V.

Mémoires (**n. sér.**) **in-4°** de la Classe des lettres, t. I à VII (3e fasc.).

Mémoires (**n. sér.**) **in-8°** de la Classe des lettres, t. I à XIII (1er fasc.).

Mémoires in-4° de la Classe des beaux-arts, t. I (1er fasc.).

Mémoires in-8° de la Classe des beaux-arts, t. I (1er fasc.).

Tables de Logarithmes, par A. Namur et P. Mansion; in-8°.

Annuaire, 1re à 86me année, 1835-1920; in-18. — **Table** des Notices, 1919.

Règlements et Documents concernant les trois Classes (éditions de 1896 et de 1905); in-18.

Fondations académiques, 1914, gr. in-8°.

Bulletins, 1re sér., t. I-XXIII, avec annexes; — 2e sér., t. I-L; — 3e sér. t. I-XXXVI; in-8°. — Classe des sciences, années 1899-1920; Classe des lettres et des sciences morales et politiques et des beaux-arts, années 1899-1920. — Classe des beaux-arts, années 1919-1920. — **Tables générales**, 1832-1914, 9 vol. in-8°.

Bibliographie académique, 1re édit. (1854); — 2e édit. (1874); — 3e édit. (1886); — 4e édit. (1896); — 5e édit. (1907-1909); in-18.

Catalogue de la Bibliothèque de l'Académie, 1re partie : Sociétés savantes et Recueils périodiques — 2e partie : sciences, lettres, arts (1881-1890); 4 vol. in-8°.

Catalogues onomastiques des accroissements, 1883-1914, 3 vol. gr. in-8°.

Catalogue de la bibliothèque du baron de Stassart (1863); in-8°.

Centième anniversaire *de fondation* (1772-1872), 1872; 2 vol. gr. in-8°.

Monuments de la littérature flamande.

Œuvres de Van Maerlant : DER NATUREN BLOEME, t. Ier, publié par J. Bormans, 1857; 1 vol. in-8°. — RYMBYBEL, avec Glossaire, publié par J. David, 1858-1860; 3 vol. — ALEXANDERS GEESTEN, publié par Snellaert, 1860-1862; 2 vol. — **Nederlandsche gedichten**, etc., publiées par Snellaert, 1869; 1 vol. — **Parthonopeus van Bloys**, publié par J. Bormans, 1871; 1 vol. — **Speghel der Wysheit**, van Jan Praet, publié par J. Bormans 1872; 1 vol.

Œuvres des grands écrivains du pays.

Œuvres de Chastelain, publiées par le baron Kervyn de Lettenhove. 1863-1865, 8 vol. in-8°. — **Le premier livre des Chroniques de Froissart**, par le même. 1863, 2 vol. — **Chroniques de Jehan le Bel**, par L. Polain. 1863, 2 vol. — **Li Roumans de Cléomadés**, par André Van Hasselt. 1866, 2 vol. — **Dits et Contes de Jean et Baudouin de Condé**, par Auguste Scheler. 1866, 3 vol. — **Li ars d'amour**, etc., par J. Petit. 1866-1872, 2 vol. — **Œuvres de Froissart :** *Chroniques*, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1867-1877, 26 vol. — *Poésies*, par Aug. Scheler. 1870-1872, 3 vol. — *Glossaire*, par le même. 1874, 1 vol. — **Lettres de Commines**, par Kervyn de Lettenhove. 1867, 3 vol. — **Dits de Watriquet de Couvin**, par A. Scheler. 1868, 1 vol. — **Les Enfances Ogier**, par le même. 1874, 1 vol — **Bueves de Commarchis**, par Adenès li Rois, par le même. 1874, 1 vol. — **Li Roumans de Bertes aux grans piés**, par le même. 1874, 1 vol. — **Trouvères belges du XIIe au XIVe siècle**, par le même. 1876, 1 vol. — Nouvelle série, 1879, 1 vol. — **Li Bastars de Bullion**, par le même. 1877, 1 vol. — **Récits d'un Bourgeois de Valenciennes (XIVe siècle)**, par le baron Kervyn de Lettenhove. 1877, 1 vol. — **Œuvres de Ghillebert de Lannoy**, par Ch. Potvin. 1878, 1 vol. — **Poésies de Gilles li Muisis**, par Kervyn de Lettenhove. 1882, 2 vol. — **Œuvres de Jean Lemaire de Belges**, par J. Stecher. 1882-1891 4 vol. avec notice. — **Li Regret Guillaume**, par A. Scheler. 1882, 1 volume.

Biographie nationale.

Biographie nationale, t. I à XXII. Bruxelles, 1866-1914.

Commission royale d'histoire.

Collection de Chroniques belges inédites, publiées par ordre du Gouvernement, 125 vol. in-4°. (Voir la liste sur la couverture des Chroniques.)

Comptes rendus des séances, 1re sér., avec table (1837-1849), 17 vol. in-8°; — 2me sér., avec table (1850-1859), 13 vol. in-8°; — 3me sér., avec table (1860-1872), 15 vol. in-8° — 4me sér., avec table (1873-1891), 18 vol. in-8°; — 5me sér., t. I-XI; à partir de 1902, t. 71-84.

Annexes aux *Bulletins*. Voir la liste sur la couverture des Chroniques et des Comptes rendus.